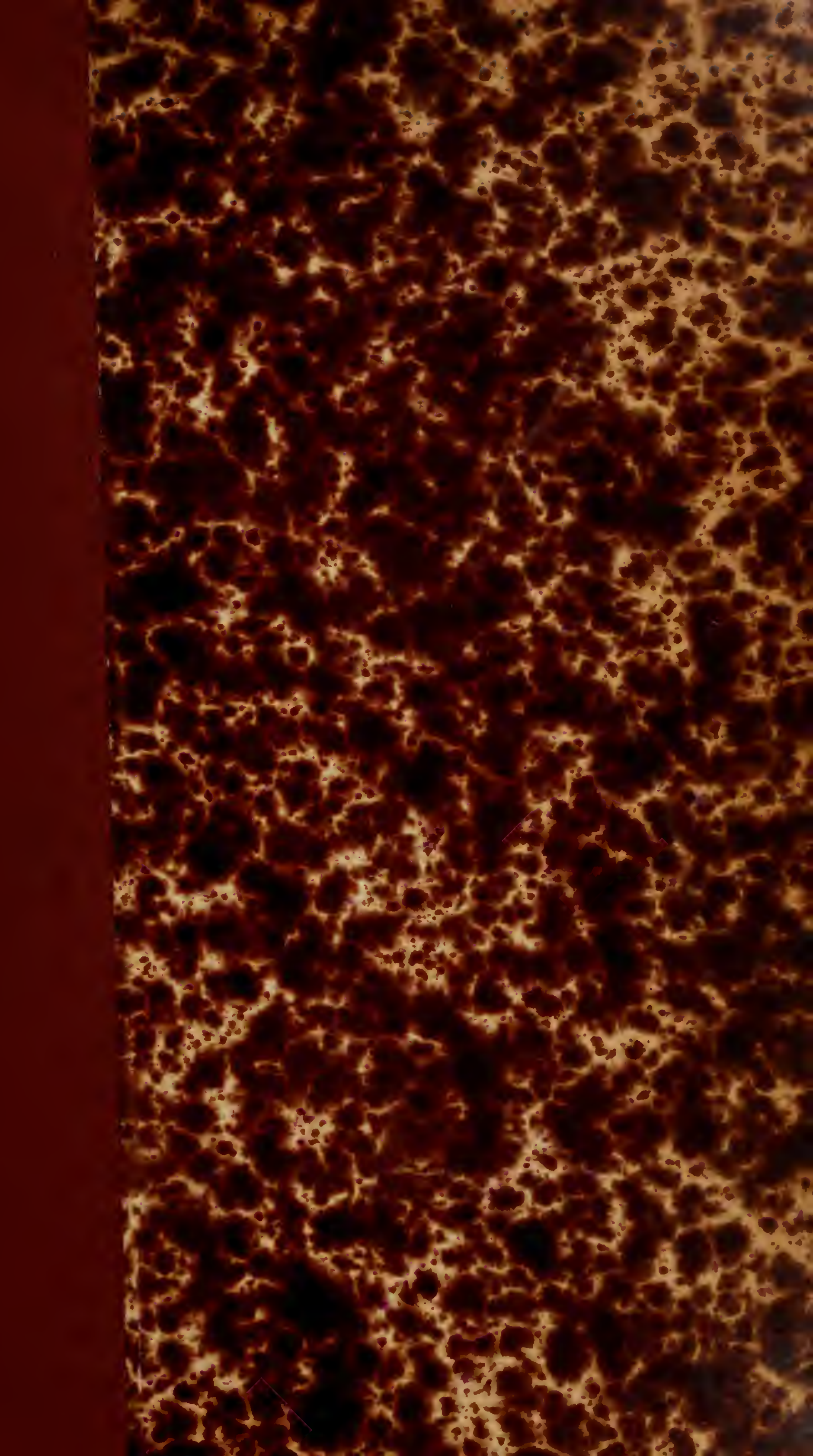
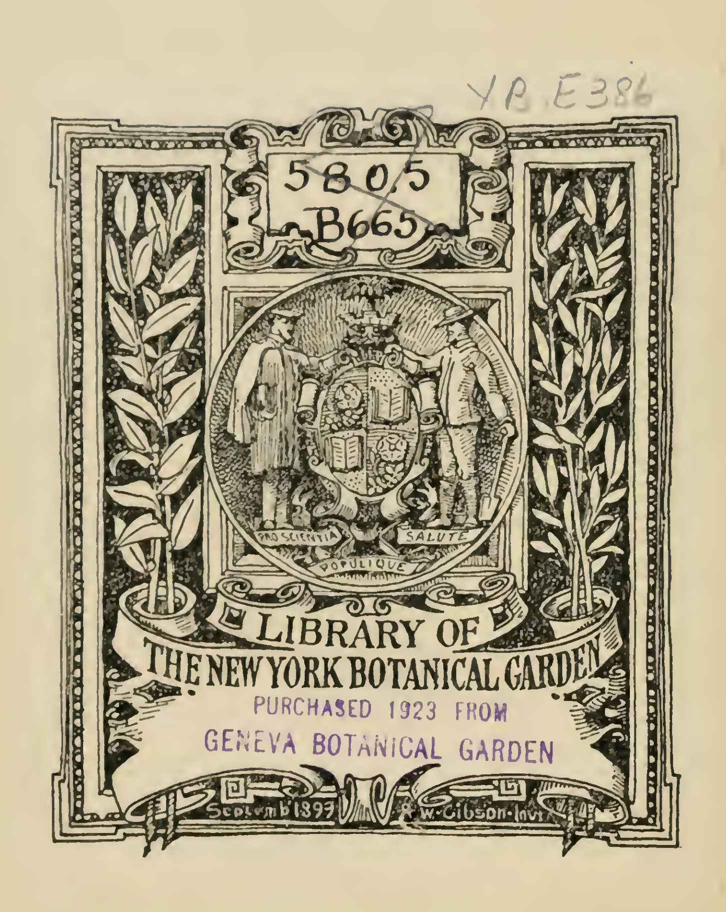




5805
B665
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN





# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

## Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin. und Prof. Dr. F. G. Kohl in Marburg.

## Band XVIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 13 Tafeln und 46 Abbildungen im Text.



Leipzig
Verlag von Georg Thieme
1905.

# Inhalt.



# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

## Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl

in Berlin. in Marburg.

Band XVIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

Leipzig

Verlag von Georg Thieme

1904.

# Inhalt.



Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 40 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

# Zur Frage nach der Organisation der *Cyanophyceen*zelle u. nach der mitotischen Teilung ihres Kernes.

Von

**F. G. Kohl** (Marburg).

Da sich erfahrungsgemäß umfangreiche Monographien nicht mit der Schnelligkeit verbreiten, welche man des Inhalts wegen oft wünschen könnte, und da in diesen Beiheften Bd. XV. „Morphologisch-physiologische Betrachtungen über *Cyanophyceen*" von Brand zum Abdruck eingesandt wurden, als das Manuskript meines Buches „Über die Organisation und Physiologie der *Cyanophyceen*zelle und die mitotische Teilung ihres Kernes" (Gustav Fischer, Jena. Mit zehn lithographischen Tafeln.) abgeschlossen und abgesandt war, ich aber diese in vielen Punkten interessante Abhandlung nur in einer nachträglich angehängten kurzen Bemerkung berücksichtigen konnte, halte ich es für angezeigt, über die Resultate meiner Untersuchungen hier in Kürze zu berichten und auf einige Differenzen zwischen den Angaben Brands und den meinigen hinzuweisen. Ich habe auf der Naturforscherversammlung in Kassel, Ende September, Gelegenheit genommen, meine Auffassung über die Organisation der *Cyanophyceen*zelle in einem Vortrage auseinanderzusetzen und die diesbezüglichen Mitteilungen durch mikroskopische Dauer-Präparate und Tafeln zu illustrieren.

Auf Grund meiner an zahlreichen *Cyanophyceen*, wenn auch vorwiegend an *Tolypothrix*, *Anabaena*, *Nostoc* und *Oscillaria*, angestellten Untersuchungen bin ich zu folgenden Resultaten gelangt, deren ausführliche Begründung in meinem Buche zu finden ist:

Der Protoplast der *Cyanophyceen*zelle weicht prinzipiell in seiner Organisation nicht oder nur unwesentlich von dem anderer Pflanzenzellen ab. Er besitzt einen Kern, den man bisher Zentralkörper nannte, und peripherisches Cytoplasma mit Chromatophoren. Der Kern ist stets in der Einzahl vorhanden und erweist sich als selbständiges Organ des Protoplasten. Er nimmt vorwiegend das Zentrum der Zelle ein, kann aber gelegentlich durch Zellsaftvakuolen beiseite gedrängt und dann selbst wandständig werden (Dunkelkulturen). Der Kern besteht aus einer relativ wenig färbbaren Grundmasse, in welche eine ge-

wisse Farbstoffe (Haematoxylin, Methylenblau etc.) stärker speichernde chromatische Substanz eingelagert ist. Die Kernmembran ist nicht deutlich differenziert oder kann wenigstens nicht deutlich sichtbar gemacht werden. Der Kern enthält außerdem wechselnde Mengen von Zentralkörnern, welche bei *Tolypothrix* nur in ihm vorkommen, niemals außerhalb desselben im Cytoplasma: vermutlich werden sie auch bei allen anderen *Cyanophyceen* dieselbe Lage haben. Von den Kernen höherer Organismen unterscheidet sich der *Cyanophyceen*-Zellkern außer durch das Fehlen einer deutlich färbbaren Kernmembran noch durch den Mangel von Nukleolen und durch seine häufig absonderliche Gestalt. Die periphere Masse des Kerns ist vielfach in feine Ausstrahlungen zerteilt, welche von verschiedener Dicke sind und häufig mit ihren äußeren Enden die Zellwand erreichen. Immer verdünnen sich die Ausstrahlungen nach außen; nicht selten liegen in ihnen Zentralkörner, welche alsdann Anschwellungen der Strahlen hervorrufen können. Durch viele, aber nicht alle Fixierungsmittel und sonstige Reagentien werden die Kerne zum Einziehen der Ausstrahlungen veranlaßt.

Das Cytoplasma enthält außer dem Kern und den Chromatophoren noch Cyanophycinkörner, Fetttröpfchen, Glykogen und Vakuolen.

Die Chromatophoren sind sehr klein und bei *Tolypothrix* rundlich bis ellipsoidisch. Trotz ihrer geringen Größe kann man sie nach einiger Übung häufig in der intakten Zelle deutlich sehen, immer aber nach Anwendung gewisser Reagentien (Millonsches Reagens, Ameisensäure, Zimmtaldehyd, Salizylaldehyd, Ferrocyankalium und Essigsäure etc.) Mit Säure-Fuchsin-Anilinwasser, nach der Methylenblau-Jod-Methode etc., lassen sich die Chromatophoren gut färben. Da außerhalb der Chromatophoren das Cytoplasma und alle seine Einschlüsse ungefärbt sind, so müssen die Farbstoffe, welche die *Cyanophyceen* in wechselnden Mengen stets nebeneinander enthalten, in diese winzigen Chromatophoren eingelagert sein, das Chlorophyll (im engeren Sinne), das Karotin und das Phykocyan. Diese drei Teilfarbstoffe sind in wechselnden Mengen bei den verschiedenen *Cyanophyceen*-Arten gemischt, wodurch die mannigfaltigen Farbennüancierungen bei den verschiedenen Vertretern dieser Algengruppe entstehen. Die Absorptionsspektren dieser Teilfarbstoffe liefern zusammen in jedem einzelnen Falle das Gesamtabsorptionsspektrum des Algenfadens. Es bietet keine besonderen Schwierigkeiten, diese Farbstoffe zu isolieren und kolorimetrisch die relativen Quantitäten zu bestimmen. Nach meinen vorläufigen Messungen und Berechnungen dürften die Chromatophoren von *Tolypothrix* die Größe von 0,5—0,6 $\mu$ nicht sehr überschreiten, ihr Durchmesser ist also nur halb bis ein Drittel so groß wie derjenige der Zellkerne von *Phycomyces nitens*-Hyphenzellen, welche bekanntlich schon durch ihre Kleinheit von den Kernen anderer Pflanzen und Pflanzenorgane abweichen. Nehmen wir den Durchmesser der Kerne im Embryosack von *Lilium Martagon*

im Mittel mit 25 μ an, so würde hiernach der Durchmesser eines *Tolypothrix*-Chromatophoren nur 1/50 davon betragen. Ich bin übrigens eben damit beschäftigt, intakte *Tolypothrix*-Zellen und Quer- und Längsschnitte durch dieselben zu photographieren unter Anwendung von aufs genauste bestimmten Mikroskop- und Kamera-Vergrößerungen und werde an der Hand derselben in der Lage sein, genaue Angaben über die Größenverhältnisse der einzelnen Organe der Zelle machen zu können. Die regelmäßige Nebeneinanderlagerung der Chromatophoren von *Tolypothrix*, welche das Cytoplasma in relativ dünnen Lamellen zwischen sich lassen, kann die Vorstellung eines wabigen Baues des Protoplasten erwecken. Dieser scheinbare Wabenbau würde in vielen Fällen noch feiner gefügt aussehen, als Bütschli angibt und abbildet (so z. B. bei den in Fig. 12 und 13 der seinem Vortrag beigegebenen Tafel abgebildeten Oscillarien). Die Weite der Waben in Fig. 17 (dickfädige Oscillarie) würde ungefähr den Durchmesser eines *Tolypothrix*-Chromatophoren um das Doppelte übertreffen, da bei Bütschli auf den Zelldurchmesser etwa 14 Waben, nach meinen Messungen aber etwa 14 Chromatophoren und 14 dazwischen liegende Cytoplasmalamellen kommen.

Als Assimilationsprodukt ist das Glykogen aufzufassen, jedenfalls ist Stärke nicht nachzuweisen; das Glykogen verschwindet in Dunkelkulturen allmählich, um beim Belichten wieder zu erscheinen. Es scheint nicht innerhalb der Chromatophoren zu liegen, sondern im Cytoplasma unsichtbare Vakuolen zu erfüllen.

Die Cyanophycinkörner sind ausschließlich dem Cytoplasma einverleibt, oft gehäuft in der nächsten Umgebung des Zellkerns; sie stellen Reserveeiweiß dar. Bei besonders flott verlaufender Zellteilung kommen sie nicht zur Ausbildung oder werden rasch verbraucht, sie fehlen daher meist in den Zellen gegen das Fadenende hin. Ausnehmend groß sind sie unter anderm bei *Nostoc* und *Anabaena* und in den Gonidien von *Peltigera canina*, bei welchen die Zentralkörner dagegen an Größe meist zurücktreten. In Dunkelkulturen von *Tolypothrix* verschwinden die Cyanophycinkörner nach und nach, am Lichte erscheinen sie oder vermehren resp. vergrößern sie sich wieder. Trotzdem liegt kein hinreichender Grund vor, die Cyanophycinkörner als Assimilationsprodukt (Palla) aufzufassen.

Die Zentralkörner sind ausschließlich im Zentralkörper placiert. Sie dürften einen eiweißartigen Schleim darstellen und ähneln in weitgehendstem Maße sowohl in ihrem chemisch-physikalischen als ihrem tinktionellen Verhalten den Volutanskugeln gewisser Bakterien und kugligen Gebilden im Protoplasten vieler Algen. Sie enthalten aber bei *Tolypothrix* außerdem einen Stoff, der sich mit Chlorzinkjod blauschwarz färbt und Pektinsubstanzen. Der Zentralkörper ist selten vollkommen frei von Zentralkörnern; am häufigsten fehlen dieselben den gegen das Fadenende hin liegenden Zellen. Da ich den Zentralkörper für den echten Zellkern halte, liegt hier ein besonderer Fall der Stoffspeicherung

im Zellkern vor. Auch in Teilung befindliche Kerne enthalten sehr häufig Zentralkörner, welche dann zwischen den Chromosomen deutlich sichtbar sind. Der Gehalt an Zentralkörnern ist vielfach, wie zu erwarten war, von äußeren Bedingungen abhängig; so scheinen, soweit ich diesen Punkt bis jetzt übersehe, starke Belichtung, höhere Temperatur etc. denselben zu vermindern, Verdunkelung, niedere Temperatur etc. zu erhöhen.

Die Zellen der *Cyanophyceen* sind stets umhäutet, niemals nackt; auch die Hormogonien besitzen Membranen. Die meist sehr dünnen Membranen der vegetativen Zellen und die Scheiden sind nicht kutikularisiert, sondern bestehen, wie aus ihrem chemischen Verhalten hervorgeht, großenteils aus Chitin; daneben ist Cellulose und Pektin vorhanden. Gegen die Kutikularisierung spricht außerdem das optische Verhalten von Membran und Scheide sowie das tinktionelle. Die Heterocysten-Membran dagegen besteht vorwiegend aus Cellulose, wenn sie von Kupferoxydammoniak auch nicht vollständig gelöst wird. Die Schleim- und Gallerthüllen vieler *Cyanophyceen* enthalten Pektinstoffe, und zwar die jüngsten, innersten Schichten am meisten, womit in Zusammenhang stehen dürfte, daß die letzteren sich vielfach mit gewissen Farbstoffen am intensivsten färben.

Der Zentralkörper der *Cyanophyceen*-Zelle ist ein Kern und wird als solcher durch folgendes charakterisiert. Vor der Teilung nimmt die Menge färbbarer Substanz (Chromatin) zu; es wird ein Kernfaden sichtbar; dieser zerfällt in Segmente (Chromosome) von bestimmter Zahl, welche sich in gesetzmäßiger Folge und in typischer Weise umformen und umlagern und in äquivalenten Mengen in polarer Richtung auseinanderweichen, um die beiden Tochterkerne bilden zu helfen.

Bei der Teilung des Zellkerns der *Tolypothrix*-Zelle werden folgende Stadien durchlaufen:

1. Stadium. Knäuelform. Spirem. Der dicke Kernfaden durchzieht in Windungen den Kern.
2. Stadium. Die Chromosomen, 4—6 an Zahl, liegen parallel der Zellachse im Umfang des Kerns; mitunter sind die Chromosomen nach der Mitte zu etwas nach außen bauchig gekrümmt, so daß sie ein tonnenartiges Gebilde formieren. Ich nenne dieses Stadium „hohe Äquatorialplatte“.
3. Stadium. Die Chromosomen krümmen sich mit ihren Enden nach außen und nähern sich mit den Mittelteilen einander.
4. Stadium. Dyaster. Bildung der Tochterchromosomen. Die Chromosomen zerfallen an dem am weitesten nach innen liegenden Punkte in zwei Hälften, von denen die oberen nach oben, die unteren nach unten ausspreizen. Der mittlere Teil des Kerns ist stark verschmälert und eingeschnürt. Die Zellscheidewand springt ringförmig

ins Zellumen weiter und weiter vor, ohne jedoch jemals die Kernperipherie zu erreichen. Innerhalb der eingeschnürten Partie konnte ich bei geeigneter Fixierung und Färbung faserige Strukturen erkennen, welche ich vorläufig als Spindelfasern anspreche. Diese Fasern bleiben häufig auch noch im nächsten, 5. Stadium sichtbar.

5. Stadium. Die Tochterchromosomen richten sich parallel unter sich und parallel zur Zellachse. Die neue Scheidewand schließt sich.

6. Stadium. Die Tochterchromosomen vereinigen sich zum Tochterkernfaden, Dispirem.

Ich hebe hier noch ganz besonders hervor, daß ich von einer Längsspaltung der Chromosomen bis jetzt niemals etwas gesehen habe: ich glaube nicht, daß dies an einer unzureichenden Präparations- und Färbetechnik gelegen hat, denn ich sah die Chromosomen scharf tinktionell differenziert: wäre die Längsspaltung wirklich vorhanden, so würde ihr wohl auch hier, wie sonst, eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung der Längshälften folgen, die mir wohl nicht hätte entgehen können. Die Querteilung sieht man deutlich vor sich gehen, sollte sie hier die Längsteilung substituieren? Es will mir scheinen, als ob die Karyokinese der *Cyanophyceen* einige Anklänge zeigte an die der *Valonia* unter den *Siphoneen*, wie sie Fairchild beschreibt. Auch bei dieser Alge konnte der genannte Autor eine Längsspaltung der Chromosomen nicht beobachten und nach seinen Figuren ist sie auch unwahrscheinlich. Auf eine zweite Übereinstimmung will ich dabei noch aufmerksam machen, welche mir aufgefallen ist: das Erhaltenbleiben der Kernmembran, welches Fairchild bei *Valonia* konstatierte. Während sonst die Kernmembran während der Karyokinese zu verschwinden pflegt, persistiert sie hier. Nun ist zwar bei *Tolypothrix* und anderen *Cyanophyceen* die Kernmembran nicht deutlich nachzuweisen, aber ihre Anwesenheit sogar während der Karyokinese muß man aus der mehr oder minder scharf bleibenden Abgrenzung des Kerns vom umgebenden Cytoplasma folgern. Da man bei unzureichender Färbung von den Chromosomen nichts sieht, kann dann der ganze Teilungsprozeß einige Ähnlichkeit mit fragmentativer Teilung haben. Dieser irrigen Interpretation wird jedoch sofort der Boden enzogen, wenn man nach gelungener Tinktion die der Einschnürung stets vorauseilenden regelmäßigen Verlagerungen der chromatischen Teile sich vollziehen sieht. Die Anhäufung der chromatischen Substanz ist am Ende des Prozesses eine polare und an beiden Polen quantitativ gleiche. Während die Einschlüsse der Zellkerne sonst im Verlauf des Teilungsprozesses ins Cytoplasma ausgestoßen zu werden pflegen, häufig auch schon vorher verschwinden, verbleiben dieselben hier häufig auch während der Teilung im Kern; dies gilt hier besonders von den Zentralkörnern, welche man daher oft in der Nähe der

Chromosomen antrifft; sie gelangen meist in ungleichen Mengen in die Tochterkerne.

Manche der erwähnten Abweichungen, welche sich im Verlauf der karyokinetischen Kernteilungen bei den *Cyanophyceen* geltend machen, scheinen mit der Schnelligkeit zusammenzuhängen, mit welcher sich bei diesen Organismen die Zellteilungen abspielen; der Kern kommt hier kaum jemals zur Ruhe; kaum sind die Tochterkerne gebildet, so beginnen sie sich auch schon wieder zu teilen. Es muß daher von Interesse sein, Formen mit langsamer sich teilenden Zellen aufzusuchen und die Teilungsvorgänge an ihnen zu untersuchen.

Die Heterocysten der *Cyanophyceen* entstehen aus vegetativen Zellen nach Verschluß der Tüpfel durch besondere Verschlußkörper; sie verwachsen mit der Scheide. Alle Organe ihres Protoplasten sowie dessen Einschlüsse desorganisieren und zersetzen sich bis zum vollkommenen Verschwinden. Während dieses Zerfalls der Inhaltsbestandteile und vermutlich auf Kosten derselben wachsen die Heterocysten noch eine Zeitlang, bilden eine oft ziemlich dicke Cellulosemembran aus und erzeugen eine Zellsaftvakuole, welche den vegetativen Zellen meist fehlt. Kern und Chromatophoren, Zentral- und Cyanophycinkörner verschwinden allmählich. Bei den umscheideten *Cyanophyceen* dürften die Heterocysten als Widerlager für den im übrigen frei in der Scheide gleitenden Faden bei der Hormogoniengeburt und bei der Verzweigung des Fadens dienen. Aus beliebigen vegetativen Zellen bilden sich häufig sog. Konkavzellen heran. Der gesamte Inhalt verfällt einem Verschleimungsprozeß, infolgedessen auch hier Kern und Chromatophoren sowie alle Granulationen nach und nach verschwinden, sodaß der Inhalt schließlich meist glasartig klar und homogen erscheint; nur bisweilen enthalten einzelne Konkavzellen später körnige Einschlüsse und zeigen auch sonst noch einzelne Abweichungen. Die plan-, bi- oder konvexkonkave Gestalt dieser Zellen ist Folge der Druckwirkungen vonseiten der Nachbarzellen während ihrer Bildung. Auch die Membran dieser Zellen nimmt an der Verschleimung teil; sie wird dabei auffallend permeabel für die verschiedensten Substanzen. Die Konkavzellen zeichnen sich daher durch eine auffallende Fähigkeit, rasch und ausgiebig Farbstoffe zu speichern, vor allen übrigen Zellen des Fadens aus. Die Funktion der Konkavzellen halte ich für eine zweifache: sie ermöglichen einerseits die Zerlegung des Algenfadens, dessen Stücke entweder einfach weiter wachsen oder als Hormogonien ausgestoßen werden; anderseits sind sie Zentren von Zersetzungs-(Verschleimungs-) Prozessen, welche zur Erweichung der Scheide führen und den seitlichen Hormogonienaustritt oder das Durchbrechen des Fadenendes nach außen bei der Verzweigung möglich machen. Zum Zweck der physiologischen Isolierung derjenigen Zellen, welche zu Heterocysten werden sollen, werden die Tüpfel derselben durch besondere Verschlußkörper verstopft, welche in ihrem chemischen und tinktionellen Verhalten in auffallender Weise mit den

Cyanophycinkörnern übereinstimmen, wenn auch gewisse Differenzen nicht zu verkennen sind, z. B. inbezug auf die Konsistenz, die Verschlußkörper bestehen aus einer weichen Masse. Alle Zellen des *Tolypothrix*-Fadens stehen miteinander durch Plasmodesmen in Kommunikation. Jede Tüpfelhaut wird, wie es scheint, immer nur von einer Plasmaverbindung im Zentrum durchbohrt. Das Anlagern von Verschlußkörpern an einer oder an beiden Seiten der Tüpfelhaut ist ohne Einfluß auf die Plasmaverbindung. Durch die Ausbildung einer vegetativen Zelle zur Konkavzelle wird dieselbe dagegen beiderseits aus dem Verbande gelöst, die Plasmaverbindungen der Konkavzellen verschwinden beiderseits, während die der Heterocysten persistieren oder nur da verschwinden, wo eine Konkavzelle angrenzt. Die Tatsache, daß die Heterocystenprotoplasten trotz Bestehenbleibens ihrer Plasmaverbindungen durch die Auflagerung der Verschlußkörper aus dem Stoffverkehr mit den Nachbarzellen vollkommen ausgeschaltet werden, denn die Heterocysten entnehmen trotz Bedarfes nie etwas von den Reservestoffen der Nachbarzellen, dürfte dafür sprechen, daß eben dieser Stoffaustausch ausschließlich diosmotisch durch die Tüpfelmembran hindurch, nicht aber durch Vermittelung der Plasmodesmen sich vollzieht, letztere vielmehr allein im Dienste der Reizleitung stehen.

Brand widmet in seiner oben angeführten Abhandlung ein Kapitel den Spaltkörpern, welche ich, da mir der Inhalt der Brandschen Arbeit erst nach Abschluß meines Manuskriptes bekannt wurde, mit dem Namen „Konkavzellen" belegt habe wegen ihrer charakteristischen Form. Ich glaube nicht, daß die Unterscheidung zwischen Spaltkörpern und Nekriden im Sinne Brands aufrecht zu erhalten ist. Bei *Tolypothrix* ist die Entstehung aller hierhergehörigen Gebilde sicherlich dieselbe, gleichgiltig wie diese am Ende aussehen; es handelt sich immer um desorganisierte Zellen, in keinem Falle um die Ausscheidung einer interzellularen Substanz. Daher denn auch die Schwierigkeit, bei dieser Alge zwischen Nekriden und Spaltkörpern zu unterscheiden, welcher Brand selbst in den Worten Ausdruck verleiht: „Ein Umstand, welcher die Aufklärung dieser Verhältnisse sehr erschwerte, besteht darin, daß gelegentlich auch Nekriden die Funktion der Spaltkörper übernehmen können, und daß auch diese in einem gewissen Stadium in grüner Farbe erscheinen. Es scheint eben hier die von den benachbarten Zellen ausgeschiedene Interzellularsubstanz in die Nekriden (!) überzugehen, statt sich selbständig auszugestalten". Es ist nicht zulässig, einerseits die Nekriden als durch „körnigen oder krümeligen Inhalt" (p. 52) ausgezeichnet hinzustellen und sie andererseits mit den gerade durch ihre glasartige Homogeneität auffallenden „anneaux blancs" und „anneaux de matière refringente" zu identifizieren, wie es Brand (p. 50) tut. Es ist Brand die vollständig gleiche Entstehungsweise beider von ihm unterschiedenen Gebilde entgangen, und es liegt kein Grund vor, letztere durch eine besondere Benennung voneinander zu unter-

scheiden, um so weniger als man unzählige Zwischenformen antrifft; wollte man sie dennoch auseinanderhalten, dann müßte es auf andere Weise geschehen als Brand will, denn die Unklarheit seiner Unterscheidung tritt eben schon hervor bei dem Versuche, die bei *Tolypothrix* und anderen *Cyanophyceen* so massenhaft auftretenden „anneaux blancs" einzuordnen. Ihrer Entstehung nach müßte sie Brand zu seinen Nekriden zählen, ihres vollständigen Mangels an körnigem Inhalt wegen aber zu seinen Spaltkörpern.

Wende ich mich nunmehr zu dem, was Brand über die Heterocysten mitteilt. Einen Plasmaaustritt aus der Heterocyste habe ich weder auf natürlichem noch auf künstlichem Wege jemals beobachtet; darin stimme ich Brand vollkommen bei, daß interkalar gebildete und innerhalb der Scheide keimende Hormogonien, besonders wenn diese selbst sich mit einer scheidenartigen, dicken Membran umgeben haben, einer im ersten Stadium der Keimung begriffenen Grenzzelle, wenn es eine solche gäbe, sehr ähnlich aussehen müßte, besonders wenn die Verschlußkörper undeutlich wären. Vorläufig habe ich aber allen Grund, nicht an eine Heterocystenkeimung zu glauben, schon deshalb nicht, weil eben das Primäre bei der Bildung der Heterocysten der Tüpfelverschluß ist, weil darauf sehr bald und ganz regelmäßig die fortschreitende Desorganisation des Kernes und des gesamten Inhalts der Heterocysten mit Vakuolenbildung beginnt. Aus diesem auffallend reduzierten Inhalt der Heterocysten können niemals neue Zellen hervorkeimen, und es ist mir auch niemals unter den Tausenden von Fäden, die ich von *Tolypothrix* untersucht habe, einer vorgekommen, auf dessen Heterocysten die von Brand für möglich gehaltene Auffassung anwendbar gewesen wäre. Infolge der von mir eingehend verfolgten und ausführlich beschriebenen Entstehungsweise der Heterocysten kann ich aber dieselben auch nicht als Reservestoff-Behälter ansprechen, denn sie entstehen, indem sie sich nach außen abschließen, oder nachdem sie sich gegen ihre Nachbarzellen abgeschlossen haben, und verbrauchen die Zersetzungsprodukte ihres Inhalts ausschließlich für sich, teils zu ihrer eigenen Vergrößerung, teils zur Verdickung ihrer Membranen. Ich muß inbezug auf die Genesis der Heterocysten besonders bei *Tolypothrix*, auf die Entstehung der Verschlüsse und den chemischen Nachweis der Wandlungen des Zellinhalts, auf die Membranverhältnisse und endlich auf die Funktion der Grenzzellen auf die ausführlichen Auseinandersetzungen und Angaben in meiner oben genannten Schrift hinweisen. Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die erwünschte vollkommene Klarheit in die mannigfaltigen, sonderbaren Erscheinungen der nach verschiedenster Richtung hochinteressanten Algengruppe zu bringen.

---

√

# Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceae.

By

**Edgar W. Olive.**

With plates I—II.

One of the most eagerly investigated as well as one of the most confused problems connected with recent cytological researches is that concerning the cell organization of the *Cyanophyceae*. Is there a chromatophore; and if so, what is its nature? Does the cell possess a nucleus, or is it a non-nucleated organism? If the so-called „central body“ is a nucleus, then is its division direct or indirect? These constitute the main disputed questions. Even after the exhaustive studies of Fischer (97), Hegler (01), Kohl (03), Wager (03), and others, the real nature of the central body has been regarded by the majority as still open to question.

In attempting a comparison of the relations of the chromatin in the nuclei of many of the lower plants, the writer found that thin sections of various *Cyanophyceae* showed with comparative clearness the internal structure of the cell, and also made quite evident the nuclear nature of the central body. Furthermore, the most modern methods of fixation and staining, as one would expect, have proved entirely successful, contrary to the statements of Hegler, who asserts that the usual methods were not successful in procuring a sharp differentiation. In fact, it has been demonstrated to the writer's complete satisfaction that the Hegler method of fixation itself gave, on the other hand, extremely poor results; and the conclusion has been reached, after much trial, that it is only by means of thin sections, properly stained, that certain important details of the cytology of these minute organisms can be made out.

The writer naturally hopes that in the present paper this difficult question has been brought somewhat nearer solution. As will be seen, however, the subject is regarded as far from closed, especially from a physiological point of view. Two papers have just appeared, the very exhaustive one by Professor Kohl and the long promised one by Mr. Wager, and it has therefore been thought advisable to publish some of the results of this investigation at once, before it is fully completed. Some

| Author. | Cyanophycin granules | Slime globules | Coloring matter | Central body |
|---|---|---|---|---|
| Schmitz (79) | In Gloeocapsa. „slime globules"? | | | In Gloeocapsa, probably a nucleus. |
| „ (80) | | | | In Gloeocapsa, microsomes, not a nucleus. |
| „ (83) | | | | Cyanophyceae without nuclei. |
| Wille (83) | | Nucleoli. | | In Tolypthrix, a nucleus. |
| Reinhardt (85) | | Nucleoli. | | Nucleus. |
| Scott (87) | | | | Nucleus, with mitotic division. |
| Zacharias (87) | | | | Nucleus, with chromatin. |
| „ (90) | Kind of carbohydrate. „Körner". | „Centralkörner." | | Probably not a nucleus; „Centralsubstanz". |
| Ernst (89) | | Nuclei. | | Many nuclei. |
| Borzi | „Cyanophycin granules". Gelatinous, and starch-like. | | | |
| Hansgirg (85) | Paramylum. | | | |
| Bütschli (90) | | Chromatin: „rote Körnchen". | | Nucleus, with amitotic division. |
| Deinega (91) | Isomer of starch. | | Peripheral chromatophore. | Undetermined. |
| Fischer (91) | | | | Bütschli's nucleus not a nucleus. |
| Zukal (92) | | Nuclei, forming naked cells. | Peripheral chromatophore. | Many nuclei, with amitotic division. |
| Dangeard (92) | | | | Nucleus. |
| Hieronymus (92) | Part of nucleus; chromatin? | Chromatin? | In minute granules. | „Open cell nucleus". |
| Zacharias (92) | | | | |
| Marx (92) | Fatty substance? | Fatty substance? | In minute granules. | Not a nucleus. |

| Author | Cyanophycin granules | Slime globules | Coloring matter | Central body |
|---|---|---|---|---|
| Palla (93) | Carbohydrate; first visible product of assimilation. | „Schleimkugeln"; undetermined. | Peripheral chromatophore. | Not a nucleus; homogeneous. |
| Chodat et Malinesco (93) | Distinguished one kind of granule. | | | Not a nucleus. |
| Chodat (94) | Distinguished 3 kinds of granules — cyanophycin, slime globules, soluble starch. | | | Not a nucleus. Central body is a vacuole, containing these granular substances. |
| Zukal (94) | Cut off from central body. Can change into slime globules. | Nuclei, out off from the central body. | | Formed by fusion of cyanophycin granules and slime globules. |
| Stockmayer (94) | | | | Not a nucleus; shows „Wabenstructur". |
| Hegler (95) | | | | Nucleus, with mitotic division. |
| Nadson (95) | Reserve food granules. | Chromatin granules. | In walls of peripheral protoplasm. | Similar to nucleus. |
| Fischer (97) | Reserve assimilation products. | | Peripheral chromatophore. | Not a nucleus; cytoplasm only. |
| Macallum (99) | | | | Contains chromatin, but is not a nucleus. |
| Hegler (01) | Albuminous crystals. Reserve food. | „Schleimvacuolen"; Albuminous-like slime stuff. | In minute granules, „Cyanoplasten". | Nucleus, with mitotic division. |
| Massart (02) | | | | Not a nucleus. |
| Bütschli (02) | | | | Nucleus, with mitotic division. |
| Kohl (03) | Reserve albumen. Crystalloids. | Albuminous slime. „Zentralkörner". | In minute granules. | Nucleus, with mitotic division. |
| Wager (03) | | | In minute granules. | Nucleus, with amitotic division. |
| Lawson (03) | | | | Primitive nucleus. |

of the conclusions have already been given in December in a brief résumé before the botanical section of the American Association for the advancement of Science.

I take pleasure in acknowledging my great obligations to the Carnegie Institution of Washington for a grant, by means of which I have been enabled to pursue these investigations in the laboratory of Professor Strasburger. To Professor Strasburger particularly, for his many kindnesses and for his unfailing interest and helpful advice; and to his assistant, Dr. Max Koernike, and to others in the Botanical Institute of the University of Bonn, I am also deeply indebted.

## Historical review.

Among the thirty or more who have written on the cell structure of these organisms, it is impossible to find any two writers who agree in all details. Indeed, in seeking to disentangle the literature relating to this subject, one finds that several authors even disagree with their own earlier views. It is, moreover, at times almost impossible to gain from the text an author's exact meaning. For example, it is difficult in the extreme to make certain, when Hieronymus used the expression „the cyanophycin granules represent the nucleus of higher plants", whether he really had in mind the cyanophycin granules or the slime globules, or „red granules" of Bütschli. It is highly probable, however, that he meant the latter. And it is, moreover, not at all easy to follow understandingly Zukal's researches, remarkable for their opacity, and interpret whether his many nuclei in the cells of the *Cyanophyceae* were slime globules or cyanophycin granules; yet these two kinds of granular inclusions are readily distinguished from each other in their staining and chemical reactions as well as in their location in the cell.

In several of the more recent articles on this group, notably in those of Fischer (97), Hegler (01), and Kohl (03), are given excellent reviews of the literature relating to the subject. It has been thought better, therefore, for the purposes of brevity, to present in this paper a table (pp. 2, 3), condensed mostly from Hegler's admirable review, showing very concisely the more important conclusions which have been reached with reference to the principal topics concerning the cell, viz., the cyanophycin granules, the slime globules, the manner of distribution of blue and green coloring matters, and lastly, the nature of that portion with which the writer is in this paper more directly concerned, the so-called „central body". In no other way, it seems to me, can the astounding confusion which prevails be so graphically presented. Where great doubt exists as to the meaning of the author, I have followed my interpretation with a question (?). Later, the views of several writers will be more fully discussed.

## Material and methods.

The material for the present research was collected for the most part in green houses, the large *Oscillatoria princeps* from

the Botanical Garden of Harvard University, and the other species from the Botanical Garden of the University of Bonn; or from ponds in the neighborhood of Bonn. Five species of *Oscillatoria*, and one species each of *Phormidium*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*, and *Cylindrospermum*, have been studied.

But two methods of fixation have been generally employed: viz., Flemming's weaker solution, and Strasburger's modification of Flemming's mixture, sometimes called the „middle solution". The $SO_2$-alcohol mixture, recommended by Hegler, gives, as he asserts, a sharply marked central body, but I have found that the nuclei so treated are unnaturally shrunken, and that the whole cell is frequently plasmolized (see figs. 2, 3), hence I early abandoned this method. After fixation, the masses of filaments were washed for a few hours in water, then dehydrated by passing through the usual grades of alcohols. They were then carried through chloroform or xylol, successively infiltrated with paraffine melting at $52^0$ and $60^0$, and finally sectioned $1-4\ \mu$ thick. The much employed stains, Flemming's safranin, gentian violet, with or without orange G, and Heidenhain's iron haematoxylin, sometimes followed by eosin or orange, gave most excellent results. For certain purposes, a mixture of methyl blue and eosin, or of methylene blue and eosin, was used: and a few other stains were tried, but none were so satisfactory for the nuclear elements as the two standard stains mentioned above.

In studying the preparations, a glass globe filter and condenser, filled with a light blue solution of ammoniated copper sulphate, was used, in connection with a Welsbach gas lamp. So far as the writer has been able to discover, only three investigators have so far attempted to cut sections of these plants — Hegler, Fischer, and Wager. A thorough examination of the Hegler preparations, loaned me through the kindness of Professor G. Karsten, have convinced me that his sections of *Anabaena* were entirely too thick to enable him to discover from them much that was new. His preparations show, as do also the photogravures illustrating his exhaustive article, a central body which is so deeply stained that chromatic and achromatic substances can not be distinguished from each other. Judging, however, from the text, Hegler must have seen clearly the chromatin granules lying in the achromatic portion of the central body, as his description of them shows.

Fischer's drawings show that his cross sections of *Oscillatoria* must have been excellent and some, at least, well stained. He gives but two drawings of longitudinal sections of *Oscillatoria*, both stained with Delafield's haematoxylin, figure 42 showing the slime globules, or „red granules" of Bütschli, lying imbedded in the central body, and figure 49, showing simply the deeply stained central body alone. It may assist us in finding a reason for Fischer's decision against the nuclear nature of the central body by comparing his figure 36 with figure 18 of

the present paper. Both are cross sections of *Oscillatoria princeps*, drawn with camera to about the same scale. Both are stained with iron haematoxylin and show much the same features. It will be noticed, however, that the vacuoles in Fischer's figure are drawn perfectly round instead of angular and the chromatin granules are relatively too small, facts which I have supposed might be attributable to the carelessness of the lithographer to whom the making of the drawings was intrusted. It is truly remarkable, however, that Fischer did not at least attempt to give an explanation of the minute black granules shown in this figure as well as in figure 37, other than simply to call them „Granulationen". Even a casual glance will show that they are not the same as the relatively much larger granules of his figure 41 b, e. g., or, indeed, of any of his figures of granular inclusions. How the fact that the minute granules shown in figure 36 stain exactly as do the chromatin granules and that they have in addition other characteristics which belong to the chromatin of nuclei, could have escaped so noted an observer as Fischer, is to the writer inexplicable.

Wager, in his recent preliminary paper, shows apparently only one figure which is drawn from a section, and, in the opinion of the writer, this cross section was probably strongly overstained. At any rate, in my own iron haematoxylin preparations, I can find many similar appear, ances, resulting from a failure to wash out sufficiently. In fact I have seen, in my own preparations, satisfactory explanations for such misleading appearances as are shown by Wager in his figure 1, which lead him to the conclusion that the division of the nucleus is direct. And, moreover, in thick, deeply stained sections, one may find similar figures to those given by Kohl — figures 10—12, and 16, of Plate e; 14 and 15 of Plate f; and the most of the figures of Plates i and k, — to prove the opposite conclusion that the division of the nucleus is indirect. It is easy to find, in overstained or badly fixed mounts, such long streaks of blended chromatic and fibrous achromatic elements (see figs. 2, 3) as are shown by the figures of both Wager and Kohl, and which are interpreted by the latter as the chromosomes of a mitotic figure, and by Wager as the chromatin granules of a simple amitotic division. Overstained or poorly fixed preparations and attempts to fathom from without instead of examining from thin sections the internal structure of a cell which contains at least three different kinds of granular inclusions and a protoplasmic structure showing considerable amount of differentiation, must be held in the main responsible for the extreme confusion and conflicting results with which we are confronted.

### The coloring matters.

As was first pointed out by Schmitz, in 1879, a close examination of one of the blue green algae reveals the fact that, even in the living condition, we may distinguish two

portions, an outer colored part and an inner colorless part, the latter constituting the so called „central body". Granular inclusions may also frequently be seen, particularly in certain species of *Oscillatoria*, in which they are often arranged on both sides of and parallel to the cross walls. Occasionally, granules of varying size may be observed, which appear to lie within the central portion (fig. 1).

As will be seen from the table on pages 2 and 3, the majority of writers maintain that the blue and green coloring matters are contained both together in minute granules, or plastids, which occur in large numbers scattered through the peripheral portion of the cytoplasm. Fischer and a few others assert, on the other hand, that the color is diffused through the dense peripheral portion of the protoplasm. This hollow cylindrical or spherical part, he calls the chromatophore. The writer agrees perfectly with the statements of Fischer in regard to the color-bearing portion.

One can see, it is true, granules in the living cells; but all the granulations which I have ever seen have proved to be the colorless cell inclusions. In the thinnest and most favorably stained sections, furthermore, both longitudinal as well as cross, I have never been able to detect in the peripheral chromatophore any granulation whatever. (See, e. g., figs. 8, 10, 16, 18, 32). If minute plastids were present, they should certainly be visible in the permanent preparations as well as in the living.

The absolute failure to find „cyanoplastids" in thin sections of any of the six genera studied does not, by the way, preclude the possibility that the chlorophyll and phycocyanin may possibly be in the form of minute globules, which may disappear on treatment with certain reagents. But I have never been able to bring myself to see such colored globules, after many attempts under the most favorable conditions.

In addition to the absence of plastids in stained preparations, the following observations still further strengthen Fischer's conclusions with reference to the peripheral chromatophore. If *Oscillatoria Froehlichia*, e. g., or any other large species, be placed in chloroform water[1]) for one or two days, the blue coloring matter is extracted, and may then be seen dissolved in the water. The chlorophyll alone remains in the cells. A distinct granulation may now be seen, especially in the central portion, as shown in fig. 29. If light pressure be then applied to the cover glass, the cells of the filament may frequently be broken apart and the isolated, flattened cells be turned on end. Fig. 28 represents such a disc-shaped cell, which consists of the somewhat shrunken protoplasm only, the wall having been torn off. The bright green color will be seen in this end view to

[1]) Made according to Hegler's directions by shaking up a small quantity of chloroform in water, allowing it to settle, then decanting the water, which is then used in the experiments.

be confined to the peripheral denser portion, and only in the central colorless (or at times slightly greenish) region will be observed the granules, now distinctly colorless, which we had previously remarked in side view. The color is in this instance not caused by minute green granules, but it appears rather to be due to a uniformly diffused substance, confined to the peripheral, sometimes distinctly fibrous, region which Fischer calls the chromatophore. Such a chromatophore probably finds its parallel in many of the lower algae, in *Ulothrix*, for example, in *Hydrodictyon*, and others.

The granulation in *Gloeocapsa* is clearly visible, both in the living condition as well as in the cell treated with chloroform water. Fig. 36 represents a cell so treated, with much of the phycocyanin still confined in the space between the shrunken cell and the thick, gelatinous membrane. In this condition, it is impossible to say whether the granules which we can see so clearly are green or not. But when the chloroform water is allowed to act for several days, sometimes the wall of the dead cell is broken down (fig. 35), leaving imbedded in the firm gelatinous membrane nothing but the multitude of colorless granules. These granules, which Schmitz called slime globules, are probably, therefore, merely granules of reserve food matter, although the writer is not yet prepared to say that they are cyanophycin.

## The central body.

Schmitz was the first, in 1879, to call the central body in the cell of *Gloeocapsa* a nucleus. The very next year, however, (80) he came to the conclusion, after further study, that the minute granules of this central portion were microsomes and that they did not represent a nucleus. This opinion he repeated three years later (83), after studying many *Cyanophyceae*, and he made the general statement that these plants possessed cells without nuclei. Zacharias (87) after his first studies on *Tolypothrix* and *Oscillatoria*, also held the opinion that the central body contains chromatin and that it represents a nucleus, but, later (90), he saw reasons to modify his views and concluded that, although the body in question contains chromatin, it is probably not a nucleus. To this opinion, Zacharias evidently still clings.

Macallum (99) also holds a similar view, that, although he has demonstrated that chromatin is present in the cells of the *Cyanophyceae* and the *Bacteria*, they are nevertheless non-nucleated organisms. On the contrary, Lawson (03) contends that the chromatin granules represent the nucleus, „since every highly organized nucleus passes through a stage in its development when it consists of nothing but chromatin."

Others who believe that the central body is not a nucleus are Marx (92), who, indeed, could see a central body „nur äußerst selten", Palla (93), Chodat (94), Stockmayer (94), Fischer

(97) and Massart (02). Among those who have asserted that it is a nucleus, which, moreover, divides mitotically, are Scott (87), Bütschli (02), Hegler (01) and Kohl (03). Wager (03) believes that the central body divides by direct division: while Ernst (89) and Zukal (94) think that each of the many slime globules represents a nucleus, which divides by simple fragmentation.

The theories of Hieronymus (92), Zukal (94) and Chodat (94) are historically interesting and deserve special notice. Chodat thought that the central portion of the protoplasm of the cyanophyceous cell became vacuolated, or emulsified, and that this appearance, together with the granular contents of the vacuoles — the cyanophycin granules, the slime globules, and the „soluble starch" — caused the differentation known as the central body. Zukal and Hieronymus have theories which present one point of resemblance to each other. Zukal regarded the slime globules as the true nuclei, which, according to him, divide, form membranes about themselves, and thus represent many „naked cells" within the one cyanophyceous cell. These nuclei, he says, may be formed in two ways: they are either cut off from the central body or else they are produced from cyanophycin granules, which may be slowly changed into nuclei. And most curious theory of all-the central body is itself formed from the fusion of the cyanophycin granules and slime globules! Thus the central body may on the one hand cut off portions of itself to form cyanophycin granules and slime globules, and on the other hand, it may be itself reformed by fusion of these two kinds of granular substances!

Hieronymus calls the central body an „open cell nucleus", as distinguished from the „closed" nucleus of higher organisms. This really means nothing more, in my interpretation, than that the central body is devoid of the nuclear membrane which is characteristic of the resting nuclei of higher plants. Hieronymus says, moreover, that the cyanophycin granules (he probably means here rather the slime globules, or „red granules") are pushed out from the nucleus, and that they represent the chromatin granules. Herein his theory bears some resemblance to that of Zukal.

We are now prepared to examine more closely the central body, which has occasioned so much confusion and difference of opinion. One of the main arguments of Fischer against the nuclear nature of this body is the fact that it occupies such a large proportion of the space in the cell. It indeed strikes one at first examination that the central body is comparatively large and that the cytoplasmic portion of the cell is relatively small, as is well shown by longitudinal sections of *Oscillatoria* (figs. 7 to 10, 14, 17).

In filaments examined as a whole as well as in sections too deeply colored, the central portion usually stains as is shown in

figs. 2, 3, 11, 13, 77—79. It will be seen by contrasting figs. 8 and 10, e. g., with figs. 11—13, that the central body in the former drawings is made up both of deeply staining chromatin substance, and of an achromatic portion; whereas, in the latter preparations, no such differentiation is clearly visible. Especially in figs. 11, 12, and 13, which are from slides colored with methylene blue, iron haematoxylin, and Flemming's triple stain respectively, the dense central body appears to be homogeneous, as is claimed by Palla. These preparations were simply overstained and not sufficiently washed out. The same is true of figs. 2 and 3, with the difference that the washing out of the stain has been carried on a step further, so that a portion only of the achromatic substance remains deeply stained. This results in dark streaks of chromatin and achromatin, which may sometimes give the appearance of long chromosomes, such as are figured by Kohl and Wager.

In all the forms studied by the writer, including species of *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Gloeocapsa* and *Cylindrospermum*, both chromatin and achromatin could be made out in the central body, in properly differentiated preparations. Two striking peculiarities were at once noted. First, that the achromatic portion appeared to be often made up of an unusually dense substance; and, secondly, that the chromatin granules seemed relatively very minute. Particularly in *Cylindrospermum* were these peculiarities noticable, for it could not be determined, even with the highest available magnification, that the achromatic portion was made up of fibrous protoplasm, as could be demonstrated in nearly all the other cases; and further, the chromatin granules were so minute that they long escaped detection (figs. 80, 82—85, 89, 90).

The extreme density of this kinoplasmic, fibrous mass (called by Palla „Füllsubstanz"), which makes up the bulk of the central body, is probably mainly responsible for the inability of the majority of investigators to detect the chromatin granules enclosed within it. Particularly in cross-sections of the actively dividing nuclei of *Oscillatoria princeps* and *O. Froelichia* can the fibrous nature as well as the density of the achromatin, after careful examination, be made out (note, e. g., the mass in the middle of fig. 18). It will be further seen that, in the longitudinal sections (figs. 10 and 11), the density of the kinoplasm varies, although, in this view, its fibrous nature is not so easily demonstrable.

In all the forms studied, with the one exception of *Cylindrospermum*, the writer has discovered that the number of the minute chromatin granules is constant for the same species. The fact that, in *Cylindrospermum*, the cells are comparatively long may have prevented me finding a cross-section in which the chromosomes, as I have called them, were grouped favorably for counting. For example, in some cross sections, as few as four can be counted, in others, six, or even ten by focussing up and

down (figs. 82 and 83). In *Gloeocapsa polydermatica* Kützing (figs. 62, 64, 76), and *Nostoc commune* Vaucher, eight chromosomes could usually be counted. In *Oscillatoria tenuis* Agardh fig. 4), *Oscillatoria* sp. (figs. 15, 26, 27), *Phormidium* sp. (figs. 32, 33), *Calothrix thermalis* Hansgirg[1]) (fig. 43), there are sixteen chromosomes.

The cells in *Oscillatoria Froelichia* Kützing and *O. princeps* Vaucher are so short that the central body takes on the form of a flattened disc, appearing in section as shown in the figs. 7—13. The shallowness of the nucleus undoubtedly accounts for the difficulty in determining definitely the number of the chromosomes, since those which belong to the lower group may easily be counted with those in the upper focus. There are, however, in all probability, thirty two in the cells of these two species, although for a long time I thought there were about twice that number (figs. 18, 24).

In those cells in which there are sixteen chromosomes, one may usually count in median longitudinal view three or four (figs. 2, 6, 14, 17, 34, 37); while in the two large *Oscillatorias*, we may frequently see as many as eight in side view (figs. 7, 10). This fact leads one to the conclusion that *Tolypothrix* also has sixteen chromosomes, since both Kohl and Wager show in their drawings about four or five in median section; this opinion is, however, at variance with that of Kohl, who holds that the cells in *Tolypothrix* contain but four to six.

It will be noticed, in most of the drawings of longitudinal sections of the various filamentous forms (figs. 8—13, 17, 34, 37) that there is shown, in some cases much more clearly than in others, minute fibrillar projections from the central body. These are seen in one drawing only (fig. 12) to run from the central body completely to the cross walls. In certain instances in which the bleaching of the stain has been carried a step too far, these fibrils are not at all visible (figs. 6. 7). In fig. 12, the combination of iron haematoxylin with eosin and the failure to wash the stains out sufficiently have resulted in a black, undifferentiated central portion, and a reddish cytoplasm. The fibrillar projections, in this instance, and the thin, delicate cytoplasmic layer lining the cross walls, as well as the peripheral chromatophore, are all stained red with the eosin. We can now observe that the projections are connected at their outer extremities with the lining layer of protoplasm along the cross partition walls, and further, that at the central body end, each is joined with a chromosome (figs. 8, 10, 17, 34, 37). In the spaces between the fibers, as will be explained later, are granules of reserve food, the cyanophycin granules (see fig. 21). There remains no doubt in the mind of the writer that these fibrillar projections represent the mantle fibers, or „Zugfäsern“ of the mitotic figure. They are attached to the wall at the one end

[1]) Kindly determined by Prof. O. Kirchner.

and at the other, they join with a chromosome. The extension of the cell in length by osmotic forces, possibly combined with the actual shortening of the fibers themselves is the probable cause of pulling of the divided chromosomes apart.

It remains, then, to apply to the fibrous portion between the separating chromosomes in figs. 6, 8, 10, 14, 17, 37, the term „connecting fibers", or „central spindle" in order to complete our conception of the achromatic figure, in which we have, especially in the short-celled species of *Oscillatoria*, a „spindle" which is not at all spindle-shaped, but is rather in the form of a more or less thick disc. This disc-shaped central body, as is seen, e. g., in fig. 10, is finally cut in two equatorially by the ring formed wall which grows in from the outer wall; this process will be fully discussed later. It is obvious that a single centrosome would not suffice for such a peculiar, broad-poled figure. As a matter of fact, however, no structures resembling centrosomes have been observed in any of the species examined.

As we should expect in such a long-celled species as *Cylindrospermum*, we find the nucleus also greatly elongated: and here, furthermore, the whole karyokinetic figure has usually the spindle shape seen in the higher plants, instead of the flattened-disc shape of the short celled *Oscillatorias* (figs. 77, 80, 84, 85, 89, 90). Hegler shows in *Anabaena* also central bodies which are similar in form to those of *Cylindrospermum*.

## Proof that the process of division is mitotic.

In the foregoing discussion, we have spoken of the dividing central body as a „mitotic figure", and it has been pointed out that this figure possesses both chromatin granules and an achromatic, fibrous substance. Simply showing that chromatin and achromatin are present far from proves, however, that the process of division is one of mitosis; although it would seem that merely the fact that the number of chromatin granules in every cell is constant, should furnish sufficient proof. But if one should judge solely from such appearances as are shown in figs. 2 and 3, and from many drawings given by Kohl and others, we may, in fact, with equal right, decide with Wager that the division is direct.

The nucleus of the *Cyanophyceae* must certainly divide by one of the two methods—either by mitosis or by amitosis. If amitotic, as claimed by Wager and others, then the whole mass of the central body must undergo a simple constriction, and there should be no spindle, and no spireme arrangement of the chromatin. The most essential act accompanying mitotic division, on the other hand, is that the chromatin granules are each split in two, so that the „daughter nuclei receive precisely equivalent portions of chromatin from the mother-nucleus" (Wilson, 1900, p. 70). Usually, moreover, during the preliminary stages of mitosis, the chromatin granules are arranged along a more or less convoluted thread, which, whether continuous or discontinuous,

splits throughout its entire length into two exactly equivalent halves" (Wilson, p. 70). A third attribute of a typical mitosis is the presence of a fibrous, achromatic mass known as a spindle.

It remains, therefore, to be proved, first, that, in the division of the central body of the *Cyanophyceae*, a spindle is present; second. that the chromatin is arranged, at some time during the process, in the form of a spireme thread; and, lastly and most important of all, that the chromatin granules are halved and that an equal number is distributed to each daughter cell.

It is perhaps advisable, at the very outset, to discuss briefly the staining reactions of the chromatic and achromatic elements of the nucleus. While the writer realizes fully that staining reactions should by no means constitute the principal argument in support of the mitotic division of the central body, yet there can be no doubt that a comparison with the well known results already obtained with nuclear stains will be of value. The writer is well aware, further, that staining reactions are frequently misleading; and that the most credible data concerning complex nuclear phenomena are furnished by observing simply the changes which take place. Those most valuable stains, Heidenhain's iron haematoxylin and Flemming's triple stain, when used to check and to supplement each other, in my opinion, assist as perhaps no other stains can, in the interpretation of the complex structures with which we have to deal in the central body. Iron haematoxylin gives generally much the sharper differentiation and is the easier of the two to use: but the objection has been rightly raised that other things than nuclear structures may be stained by it and that, consequently, great care must be employed in drawing conclusions. I have found, moreover, particularly in the case of these algae, that Flemming's triple stain is an exceedingly difficult combination to handle so as to obtain the best results; but, on the other hand, it furnishes us with staining reactions which can scarcely be doubted, in the interpretation of chromatic and achromatic elements of the nucleus.

It is sufficient to say here that the most satisfactory details were obtained with well differentiated iron haematoxylin. The minute black chromosomes stood out, sharply defined, in a bluish, or dark, or at times almost invisible achromatic substance (figs. 8. 18. 26. 27. 32, 34 etc.). Flemming's triple stain gave dark reddish, or purplish chromatic structures which were often poorly differentiated, thus giving an appearance which would lead one to the conclusion that chromatin granules and the achromatic substance were fused together (figs. 7, 10, 13, 17, 25 etc.). The dense, achromatic portion of the central body stained with the triple stain dark bluish, or purplish, or even reddish; whereas the fibers which lead from the chromosomes to the cross walls do not readily take any stain sufficiently to bring them out

sharply throughout their entire length. In either of the two standard stains, one can, however, see them, usually very dimly defined, extending only a short distance from the central body. A general cytoplasmic stain sometimes gives better results with these structures; and, in fact, in the experience of the writer, was actually necessary in showing the fibrils in their entire length.

As has been pointed out above, the dense, fibrous, achromatic portion of the dividing central body between the two groups of separating chromosomes (as, for example, in fig. 8), cannot well be interpreted otherwise than as the „central spindle": and the fibrils that lead from the chromosomes to the walls appear, at least, to function as mantle fibers. There remains, therefore, in presenting proofs of mitotic division, to discuss the more important phenomena accompanying mitosis, viz., the fission of the chromatin granules and their arrangement in a spireme.

A detailed account of the mitotic division of the nucleus in *Gloeocapsa polydermatica* will be reserved till later, since the process in this species involves certain peculiarities which merit a special discussion.

Hegler (01) says that in *Anabaena*, during the division of the nucleus, the minute chromatin granules fuse with one another to form a „grösseren Verbänden, deren Chromosomennatur an günstigem Untersuchungsmaterial nach Fixieren mit schwefliger Säure und Färbung mittels der angeführten Methoden durch ihr weiteres Verhalten beim Teilungsprozess festgestellt werden könnte" (p. 352). I have never seen any such fusion of chromatin granules to form chromosomes. In fact, if normal, such a process as the union of chromatin granules to form chromosomes should take place early in the formation of the spireme thread. I am certain that a fusion of the chromatin granules does not occur in the spireme thread of *Gloeocapsa*, unfortunately the only instance in which I can speak positively on this point.

In the cells of *Oscillatoria*, we can frequently see nuclei which appear to be in a spireme stage (fig. 7, the lowermost cell; fig. 10, the two middle cells; fig. 14, the four cells at the right; fig. 17, the lowermost cell). But particularly in cross sections, do we find appearances which suggest at once a thickened spireme thread, in which the achromatic and chromatic substances seem to be blended (figs. 25, 42). Moreover, such nuclei as are shown in the two middle cells of figs. 8 and 10 probably represent in section a similar condition to the spireme stage of the nucleus of *Gloeocapsa* seen in figs. 68, 70, 74, and 75. It should be kept in mind, however, that, in *Gloeocapsa*, the spireme is in the form of a simple, more or less spiral thread; whereas, that which we see in section in the case of *Oscillatoria*, has its convolutions disposed in a disc-shaped figure. In both instances, we may see the beginnings of the longitudinal fission of the spireme, resulting in the doubling of the number of chromatin granules. In neither case, however, is there evident a subsequent

splitting of this double spireme into segments to form chromosomes; the process appears to be rather merely a concentration, or rounding up into small particles, of chromatin substance, thus resulting in the formation of minute, spherical, or sometimes irregularly shaped granules, which remain imbedded in the achromatic material. The term „segmented spireme" has been applied to such a condition (Wilson 00, p. 67). We are justified in calling the minute chromatin granules themselves, in such a segmented spireme, the chromosomes, by the fact that their number is constant in the cells of plants of the same species.

It can hardly be doubted that a longitudinal splitting of the chromosomes occurs, although this is a point very difficult to determine with absolute certainty. The middle cells of fig. 8 seem to afford proof for such a conclusion. In the lower of the two cells, the chromatin granule at the extreme left appears to be double, while throughout the rest of the nucleus, there is but one row of granules. In the cell above, this doubling has gone on to a farther extent, so that at both sides of the central body, we can see a double row of dark granules. Even more indisputable evidence is furnished by fig. 13, in which only the undifferentiated, deeply stained nuclear figure is shown. In this figure, in each of the two cells, it will be noticed that the nuclear body is deeply divided equatorially by walls which have grown in from the outside walls. Further, it will be seen that a new splitting is beginning at the edges of the daughter central bodies of the two contiguous daughter cells. In the two farthest separated, we see no such splitting at the ends. Before the wall first formed has completely divided the cell, a new division has thus begun and a new wall is growing in to meet this plane of fission. Such an unparalleled example of rapid division occurs, so far as I have observed, only in the two larger species of *Oscillatoria*, *O. princeps* and *O. Froelichia*. Careful examination, especially in preparations not so deeply overstained, reveals the fact that a chromatin granule lies at each outer extremity of the splitting portion of the central body, whereas only one such dark body is evident in an undivided end. We are therefore justified in the conclusion that each chromatin granule in a mitotic figure must undergo fission in a plane parallel to the subsequent plane of division of the cell, thus agreeing with the corresponding phenomenon of splitting and separation of chromosomes in higher plants.

Kohl's curious scheme for accomplishing the equal division of his chromosomes (03, Taf. k, fig. 12) does not bear much resemblance to the corresponding process occurring in the higher plants. This scheme fails to provide for a longitudinal splitting of the spireme thread, which, instead, is twice transversely segmented, a phenomenon which, so far as I am aware, has been nowhere else observed in the organic kingdom. The first breaking up of his convoluted thread results in a division into six extremely long straight chromosomes, arranged parallel to the

main axis of the cell; while the second division is also transverse, and results in twelve shorter daughter chromosomes. The two lowermost cells of Wager's fig. 1 show nuclear bodies which are quite similar in many respects to some from which Kohl derived his diagrams to illustrate his scheme of mitosis; an observation particularly interesting from the fact that Wager concluded from such appearances that the division of the nucleus is amitotic. It has already been pointed out in this paper that, in the opinion of the writer, such appearances as are figured by both Kohl and Wager are misleading, and that they have probably resulted from too thick or from overstained preparations. Such an opinion is based upon the fact that the writer has also often obtained many similar results in mounts of *Oscillatoria* and other species, in which the cells were either poorly fixed or in which the stain was not well differentiated, owing to insufficient washing out, or to the section being too thick (figs. 2 and 3).

## Division of the cell.

It is said that in *Spirogyra* the partition wall which grows across the cell, thus cutting it in two, appears only after the nuclear division is accomplished. In the *Cyanophyceae*, on the other hand, we apparently have the new ring-formed partitions beginning to grow in from the outer walls long before nuclear division is fully completed. The striking example has already been mentioned, how in *Oscillatoria princeps* and *O. Froelichia*, division may take place with such wonderful rapidity that we may have, in one cell at the same time, as many as three ring-formed walls in different stages of growth (figs. 11, 13). In this instance, long before the two daughter nuclei are completely severed from each other, the daughters themselves have begun to divide mitotically. Wager (03) also has noted the fact that several divisions may go on at the same time and he further points out that the division of the cell appears to go on independently of the nuclear division. Figs. 6—9, 14, 17, 34 show the usual condition, in which the cells are completely cut in two before a second division wall begins.

Close examination further reveals the highly interesting fact that in the filamentous forms, the division of the cells takes place with more or less rhythmic regularity. According to Macfarlane (01), a similar wave-like rhythm of division activity has been observed in *Spirogyra*. Fig. 9 is a camera drawing of *Oscillatoria Froelichia*, showing clearly this phenomenon. In this figure, three maxima are indicated, at *a*, *d*, and a third at *bc*, points at which division has progressed the farthest. Two cells below *a* is a central body in which division is least advanced, and half way between *c* and *d* is another point of minimum advancement. At both *b* and *c* are cells which have completed division, the two daughter cells at *b* having apparently finished this act sooner than the two at *c*. In the young nuclei shown

in the four cells at *b* and *c*, although division of the cell has evidently been just accomplished, we can see evidences in the double row of chromatin granules in each that mitotic division has already begun, if not, indeed, already completed. Figs. 7, 8, 10, 13, 14, and 17 also show that division has advanced farther in certain cells than in their immediate neighbors. Fig. 13 is particularly interesting in this connection in that the two contiguous daughter halves have begun to divide, whereas the two nuclear halves uppermost and lowermost in the drawing do not yet show any evidence of fission. It is possible that the distribution of food supply has something to do in causing these rhythmic centers of division.

## The nuclear membrane.

It is truly remarkable that, in the actively vegetating filaments of the Cyanophyceae, the nuclei appear to be continually dividing, without entering upon a resting condition. At least, none of the many investigators who have studied the group have been able thus far to find a resting state in which the nucleus forms a membrane and nuclear vacuole as it does in the nuclei of the higher plants. The absence of a nuclear membrane has been claimed by many to be evidence against the nuclear nature of the central body; but, in the opinion of the writer, this membrane does not carry with it such weight, since its absence in this instance is probably due to a lack of a resting condition prolonged enough in which to produce it. I believe, in fact, that if we could make the cells of *Oscillatoria* rest from their activities sufficiently long, the nuclear membrane and sap cavity, as well as other attributes of the resting nucleus, would be formed. Indeed, as will be explained later, this membrane is actually formed in spores and heterocysts, and possibly even sometimes in active vegetative cells.

Hieronymus (92) thought that the central body is „open", that is, not separated from the cytoplasm by a membrane; hence, he called it an „open cell nucleus". Palla (93), on the other hand, who thought that the whole central portion was homogeneous, says that there is always a colorless membrane between the central body and the peripheral chromatophore. Hegler (01) asserts that such a membrane is not present; while Wager (03) says that, although there is no nuclear membrane, in young cells the central body is often limited towards the cytoplasm by a „vacuolar membrane", which may possibly represent at least a rudimentary nuclear membrane" (p. 407). Kohl (03) remarks that there is wanting in these plants a „deutlich färbbare Kernmembran" (p. 184). Lawson (03), in an article on the nuclear membrane, could find in the Cyanophyceae and Bacteria neither membrane nor karyolymph. It is strange that this writer has overlooked the fact that Strasburger (82), over twenty years ago, anticipated four out of his six conclusions. In giving some of the results of his work with the resting nucleus, Strasburger

says (p. 94) „Dieser Knäuel liegt in einer mit wässerigem Kernsaft erfüllten Kernhöhle. Die Kernhöhle wird durch die Kernwandung abgeschlossen, welche eine Hautschicht des umgebenden Cytoplasma ist". In all the Strasburger text books appears this same idea with respect to the nucleus.

Proceeding on the theory that the lack of the nuclear membrane was due to the continuous vegetative activity of the cells, the writer has tried to produce the membrane by drying up the plants and by starving them. Neither of these trials has proceeded far enough to warrant any definite conclusions as to the success of the experiments. Cultures of *Oscillatoria tenuis* were allowed to lose their moisture slowly, as so often happens to these plants in nature. When thoroughly dry, the filaments were fixed at once, dehydrated, imbedded and sectioned. Fig. 2 shows a section of such a filament in which the central body is somewhat overstained. No nuclear membrane can here be seen. The visible effect of drying appears to be rather a shrinkage of the cytoplasm from the walls, as well as a general contraction of the whole nuclear body. It is well known that the *Cyanophyceae* possess a wonderful power of resistance to dessication and other adverse conditions. It would, indeed, be interesting could it be definitely proved that, in a dried condition, the nuclei of these plants do not themselves enter a special resting state, but that they instead continue to carry on as long as possible their mitotic changes, only ceasing when moisture fails. They could then resume at once their interrupted activities on the return to favorable conditions.

The experiment of starving the filaments of *Oscillatoria* by leaving cultures for a week and more in the darkness was equally unsuccessful in producing a clearly defined nuclear membrane. It is probable that the plants were not left long enough in the dark, for in filaments left there for one week, cyanophycin granules were still abundant, thus showing that stored food was still to be had in plenty. Both Hegler and Kohl say that the cyanophycin disappears after a few weeks in darkness. It is highly probable, then, that starvation and the consequent cessation of mitotic activities would not be evident for some weeks.

Even under normal conditions, the nuclei in the vegetative filaments of *Oscillatoria* sometimes seem to begin, at least, to form a resting nucleus. Such appears to be the case in the lowermost cell in fig. 6, in the most of the cells in fig. 14, and in fig. 16. Such a cross section as is shown in fig. 16 in which the nucleus seems to have a well defined, limiting membrane as well as a sap cavity, was but rarely met with. Usually the cross sections appear as shown in fig. 18. I could not, unfortunately, make certain of nuclear cavity and membrane in figs. 6 and 14, although the resemblance to such structures was indeed very striking.

The absence of a nucleolus in the *Cyanophyceae* is also given by some as proof that the central body is not a nucleus; while

others say that its absence, along with that of the nuclear membrane is only proof of the primitive nature of the cyanophyceous nucleus. Wager, however, says that, under certain conditions, the chromatin substance of the central body is found condensed into a single deeply stained granule suspended by delicate fibers in the center of the cell. I have not seen such a structure as he describes in the forms which I have examined, but, in the resting nuclei of spores and heterocysts, some of the chromatin granules are sometimes larger than others and might readily pass for nucleoli. Many nucleoli among the lower plants and the Protozoa are undoubtedly merely large masses or granules of chromatin; and, if we could produce by experiment resting nuclei in the vegetative cells of the *Cyanophyceae*, it is possible that we would have also in these plants such a concentration of chromatin substance.

## The resting nuclei in spores and heterocysts.

The nuclei of spores and heterocysts are of special interest in that they furnish another point of evidence in support of the conclusion that there is no wide and unsurmountable difference between the nuclei of the Cyanophyceae and those of higher plants. It will be seen that the nuclei in figs. 49 and 91, representing young heterocysts of *Calothrix* and *Cylindrospermum* respectively; as well as the nuclei shown in fig. 58, a spore of *Nostoc*; and in 93, a spore of *Cylindrospermum;* and especially those in figs. 100—103, cross sections of young spores of *Cylindrospermum*, resemble closely the resting nucleus with which we are familiar. A cavity, in which we see chromatin granules, and a more or less clearly defined, delicate, nuclear membrane, now contribute to the resemblance, which was lacking in the vegetative stages.

Both Hegler and Kohl come rightly to the conclusion that the cell contents of heterocysts become finally disorganized, and that the nucleus, chromatophore, cyanophycin granules, and slime globules gradually disappear. In fig. 77, which is stained with methylene blue, each of the vegetative cells of the filament of *Cylindrospermum* shows one or more slime globules, the spore one only, while the young heterocyst has two exceedingly minute, reddish slime globules in a bluish background. When older, we find in heterocysts no indication whatever of any granular contents, except the disorganized chromatin of the dead nucleus (note the heterocysts of figs. 37, 38, 50, 53, 80, 88). It is highly important to note, however, that in the young heterocysts of *Calothrix* and *Cylindrospermum*, before disorganization occurs, the nucleus apparently begins to enter a normal resting condition and to form a nuclear vacuole.

The mature spore of *Cylindrospermum* shows one remarkably curious feature, which to the writer remained for a long time an inexplicable puzzle. It will be noted that in fig. 77, a half matured spore of *Cylindrospermum*, the multitude of cyanophycin

granules seem to be in the cytoplasm, and to lie outside the bluish, irregularly defined central body. In fig. 94, which shows a fully matured spore of the same species, similarly stained with methylene blue, the dense outer cytoplasmic zone seems, on the contrary, to be free from granules, which now appear wholly within the central portion. Fig. 93, stained with iron haematoxylin and eosin, is a longitudinal section of a very young spore, in which the cyanophycin granules are stained red, and are seen to be located only in the cytoplasm. Fig. 100 is a cross section of a half matured spore, showing large and abundant red granules, also in the cytoplasm alone. Figs. 101—103 are cross sections of young spores, all stained with Flemming's triple stain, and all showing a well defined resting nucleus; while figs. 96, 97, and 99 are similar sections of old spores, similarly stained. Finally, fig. 95, a median longitudinal section of a mature spore, should be noted. A careful comparison of these figures leads us irresistibly to the conclusion that while, in the young spores, the nucleus appears to begin to enter upon a normal resting state, in the older spores, the abundant cyanophycin granules have encroached so upon the middle, sap-filled, nuclear cavity, that they are finally forced into it and fill the nuclear space. Figs. 96, 97, and 99 all show clearly the unstained, globular spaces in which lie the cyanophycin granules, some of which in the two latter figures are located still in the cytoplasm and others within the nucleus. In figs. 95 and 96, all the food granules appear to lie within the limits of the nucleus. In the preparations from which these latter drawings were made, the chromatin is stained dark reddish or purplish, so that there can be no mistake as to the identity of the minute nuclear granules which are seen in the interstices between the unstained cyanophycin bodies.

A possible explanation of this peculiar phenomenon seen in the spore of *Cylindrospermum* is afforded by the density of the peripheral protoplasm, although this is a point of which I have not yet convinced myself. As the cyanophycin granules accumulate in the cytoplasm in the immediate neighborhood of the nucleus, they finally become so abundant that they are probably forced, on account of their increasing numbers as well as on account of the density of the protoplasm in which they lie, into the nuclear cavity. They thus break down the delicate, forming membrane, push in among the chromatin granules, and in this way, in the mature spore, present the curious appearance of an enormous central body, which is completely filled with reserve food granules. We can see, moreover, in figs. 95—99, that the cyanphycin occupies only the outer portion of the central body, while the middle is filled with a poorly defined, achromatic substance, in which are imbedded chromatin granules.

Such a peculiar encroachment upon nuclear space has certain resemblances to the phenomena seen in the spores of *Nostoc* (figs. 59, 60), in which the nuclei appear to be pressed into

contorted shapes by the surrounding cyanophycin granules; and also to the instance given by Raciborski, in which the nuclei of certain seeds assume irregular shapes, due to the pressure of the granules of food substances.

The writer may here be allowed, before leaving this subject, to give an opinion which has not yet been at all definitely established in his investigations. It is possible that, in the spore of *Cylindrospermum* shown in fig. 80, the nucleus, which is extremely large in comparison with those of the vegetative cells, represents in reality several nuclei. There is some evidence that nuclear division continues in the young, developing spores of these plants, until about four nuclei are formed; no wall, however, separates them. In another species, *Cylindrospermum catenatum*, walls are at once formed, and we have, as a result, several spores borne in a chain, instead of one. The writer hopes to establish these interesting points more definitely by further research. If it be true, however, that there are several nuclei in the spores of this alga, then we can readily understand how such an abundance of chromatin comes to be present.

## Mitosis in *Gloeocapsa polydermatica*.

*Gloeocapsa* presents a peculiar type of cell division which has been, so far as I am aware, nowhere else observed in the organic kingdom. This plant seems to have been employed for study by but few investigators since the time when Schmitz first, in 1879, thought that the granules in the center of the cell represented the nucleus, and, later (80), concluded that he had been mistaken. Sections of young cells are shown in figs. 62, 64, 69 and 76, all stained with iron haematoxylin. Usually about eight dark granules can be counted, which, for reasons which will be explained later, are called chromosomes in the following account, and which are surrounded by an achromatic substance. Minute granules of food material — the „slime globules“ of Schmitz' are abundant in the peripheral protoplasm. The cytoplasm, in the living cell, also contains the diffused pale green coloring matter. Within or close beside the central body may further occur globules of a substance stainable with haematoxylin; these are, in all probability, the „slime globules“ of Palla (figs. 62, 64, 66 etc.). In examining a preparation stained with iron haematoxylin (which gives much better results in this instance than Flemming's triple stain on account of the staining by the latter of the thick, gelatinous wall in which the cells lie), we often find such a spireme-like arrangement of the chromatin as is shown in figs. 63, 68 and 72. It is possible even to distinguish, in fig. 72, the individual granules, bound together by the linin substance; whereas in figs. 63 and 68, the granules of the thread can not be easily made out, perhaps because of overstaining. In figs. 74 and 75, it is plainly evident that the spireme thread has begun to segment at both ends; and in figs. 67 and 70, a complete longitudinal splitting has taken place, for we can now

count approximately twice the original number of chromatin granules. Such a plane of fission, however, leaves this double thread disadvantageously placed with reference to the plane of division of the cell which follows. Comparing with the process as seen in *Oscillatoria* and in the higher plants, we should expect to find the subsequent plane of fission of the cell lengthwise; whereas, in reality, we find it crosswise (figs. 73, 76). For a long time, the writer was at a loss to explain this curious discrepancy, but the finding of such nuclei as drawn in fig. 71 furnished the clue to its solution. Judging from such appearances, it becomes evident that the separation of the chromosomes is accomplished simply by the pulling, or flowing, of the two spireme threads in opposite directions, the one entering the one daughter cell, and the other being drawn into the other cell. In fig. 73, the daughter chromatin masses are completely separated, and we no longer see the elongated thread arrangement; while in fig. 76, a transverse fission plane has cut in two the daughter cells, which have not yet become rounded off at the cut end.

We see, thus, in this species, two differences which separate *Gloeocapsa* widely from other Cyanophyceae, — first, is the fact that the cell is cut in two by simple constriction and not by a ring-formed wall; and, second, that here we have an exceptional phenomenon in that the plane of division of the chromosomes is abnormal. While, ordinarily, the plane of fission of the chromosomes is parallel to the subsequent plane of division of the cell, in *Glococapsa*, on the other hand, fission is at right angles to the resulting plane of division.

## Summary of mitosis.

It appears obvious to the writer that we have at present a number of indisputable facts which point to the process of the division of the cyanophyceous nucleus as mitotic. And, further, that, although the process may be in some respects rather primitive, the essentials of nuclear division are, in the blue green algae, almost precisely similar to the well known karyokinetic processes seen in the higher plants.

These facts are as follows:

(1) Spindle. First, we have in the dividing central body an achromatic figure, which consists of a central portion, situated between the groups of separating chromosomes, and of a polar portion, corresponding in position to the mantle fibers, which lead from the chromosomes to the cross walls. The mantle fibers apparently have to do with the pulling apart of the divided chromatin granules. The complete achromatic figure evidently corresponds to the spindle, although it does not usually have the common spindle shape. Instead, in the short celled filamentous species, it may have the form of a more or less flattened, broad-poled disc. In the longer celled algae also, the central body assumes somewhat the form of the cell in which

it lies; in some cases, however, e. g., *Cylindrospermum* and *Anabaena*, the poles of the figure are more nearly pointed than in others. In nearly all instances, the pressure of the multitude of cyanophycin granules which lie in the surrounding cytoplasm, as well as the presence of slime globules, which are usually deeply imbedded in one side of the central body, determine largely certain peculiarities and irregularities of its shape. (pp. 18, 19, 20, 22.)

In *Gloeocapsa*, owing to the peculiar method of separation of the two daughter spiremes, the achromatic figure remains throughout the anaphases so inconspicuous (see figs. 70 and 71, e. g.), that the term spindle would hardly be applied in this case. Between the two spiremes of fig. 71, however, there is present an achromatic portion which corresponds obviously in position to the central spindle, while the pulling fibers (if any, indeed, be necessar; ly present), must now be located in an entirely new position, at the ends of the cell, so as to effect the peculiar separation which follows. (p. 29.)

(2) Spireme. We have, further, a spireme thread, particularly evident in the cells of *Gloeocapsa*, in which separate and distinct chromatin granules are usually demonstrable. Such a spireme is most appropriately called a „segmented spireme", and the chromatin granules imbedded in it, since their number is constant for the species, and since there is no further indication of transverse fission, correspond to the chromosomes. Should this be true, then we have the unprecedented phenomenon of a chromosome made up of a single chromatin granule, or chromomere. (pp. 22, 29.)

In the opinion of the writer, the dividing central body in figs. 8 and 10, seen in section, so that the long axis agrees in position with the long axis of the nucleus in *Gloeocapsa* (figs. 74, 75), corresponds to a certain extent to the undoubted spireme in the latter figures. Thus we should have, in *Gloeocapsa*, a simple, more or less spiral spireme, placed crosswise to the subsequent plane of division of the cell, and in *Oscillatoria* and the other forms, a convoluted spireme placed parallel to the subsequent plane of division. It is highly probable, furthermore, that *Oscillatoria* and other filamentous forms also have their chromatin granules arranged, like those of *Gloeocapsa*, in the form of a segmented spireme. If this be true, then the cases of apparent fusion of chromatic and achromatic elements, seen particularly in preparations stained with Flemming's triple stain (as in figs. 7, 10, 17, 25), are misleading, and the granules should all appear instead as sharply defined as is shown in fig. 8. The achromatin, however, undoubtedly varies considerably in density during the nuclear changes. During the times of greatest density, the achromatic portion sometimes stains as deeply as chromatin, so that an appearance of the fusion of the two into a more or less solid thread may be given. This opinion is supported by the fact that it can be readily demonstrated by

proper staining with iron haematoxylin, that the chromosomes in fig. 17, e. g., are globular or nearly so, and that they are quite separate and distinct from the achromatic portion. The achromatin in this instance is apparently most dense in the immediate proximity of the chromosomes. (pp. 21, 22.)

(3) Number of chromosomes constant. One of the strongest evidences that a mitotic division must take place is that the number of chromosomes is constant for the same species. In *Gloeocapsa* and *Nostoc*, there are 8. In two of the species of *Oscillatoria* studied, in *Phormidium* and *Calothrix*, there are 16; while in *Oscillatoria princeps* and in *O. Froelichia*, there are probably 32. In side view, the longitudinal sections of cells with 16 chromosomes show usually 3 or 4; those with 32, as many as 8. (p. 11.)

(4) Longitudinal fission of chromosomes. This constitutes the most necessary accompaniment of mitotic division. In the case of *Gloeocapsa*, it is plainly evident that a longitudinal fission of the spireme thread is taking place, or has already been accomplished, in figs. 67, 70, 71, 74, 75. It is equally evident that an equatorial fission of the central body is occurring in figs. 6, 8, 10, 13, 34, 37, 80, etc. Since we find in such cases as figs. 8 and 13, indisputable evidence of the doubling of the number of chromosomes, one must conclude that each individual chromatin granule is divided longitudinally in a plane parallel to the cross partitions. The fission of all the chromosomes in a single nucleus probably does not take place simultaneously, for it appears to begin at the two extremities or outer edges of the spireme and thence to advance to the middle, in the same manner as the progressive fission of the central body (figs. 8, 13, 74, 75). (pp. 23, 29.)

The fact, observed by many investigators, that the central bodies of the vegetative cells of the Cyanophyceae have no nuclear membrane is due, in the opinion of the writer, to their continuous mitotic activity. It is probable that, if the nuclei could be made to enter a resting condition, they would then form both karyolymph and membrane. This probability is rendered the more credible by certain facts: first, that the nuclei of *Oscillatoria*, even in active filaments, occasionally seem to show nuclear sap and a poorly defined limiting membrane. Secondly, by the fact, observed by Wager, that the nuclei in young cells are often limited toward the cytoplasm by a „vacuolar membrane"; and finally, because in spores and heterocysts we find nuclei in the usual resting condition.

It will be of interest, then, if the vegetative cells of the Cyanophyceae are in a state of continuous mitotic activity, to determine how near to a resting condition their nuclei come. In *Gloeocapsa*, in the very youngest cells (figs. 62, 64, 69, 76), one may see, more or less clearly defined, the eight irregularly disposed chromatin granules, imbedded in an achromatic substance. Probably the next step in the karyokinetic changes is

the arrangement in the elongating cell of the chromatin granules in a spireme thread. In the opinion of the writer, therefore, the nearest approach to a resting state of the nucleus, under the usual conditions, at least, is probably best illustrated by figs. 62 and 64, in which the daughter chromosomes remain separate and distinct, and surrounded by achromatin, until rearranged in a spireme for the next division. A breaking up into smaller granules of chromatin and the formation of a reticulum such as is characteristic of the nuclei of higher organisms is not evident; and no nuclear sap is secreted, consequently there is no limiting membrane. It is possible, however, that fig. 16 illustrates a nearer approach than is usual to a normal resting condition; and that fig. 33 shows the beginnings of the formation of karyolymph (or the spaces may be occupied by slime globules?); and further, that in certain cells of figs. 6 and 14, the nuclei have entered partially into a state of rest.

### Cell inclusions.

In the foregoing pages, mention has been often made of cyanophycin granules (a name given by Borzi) and slime globules (Palla), or „Zentralkörner" (Zacharias) which occur so abundantly in the cells of the Cyanophyceae. It is highly probable, in fact, that the cyanophycin granules are a type of reserve food material peculiar to these plants; while the slime globules have a much wider distribution, having been found by Bütschli in Diatoms, Flagellates, in the epidermal cells of Phanerogams, etc.

Minute plastids — the „Cyanoplasts", as called by Hegler — are said by several investigators to be present and to contain the green and blue coloring matters. The writer agrees with Fischer, however, that the coloring matters are held, not in plastids, but diffused in a peripheral chromatophore. Hegler, in his article, added another substance — glycogen — to our list of the cell inclusions of the *Cyanophyceae*; and Kohl (03) confirmed his discovery, giving a list of twelve genera in which glycogen occurs. It is the opinion of both Hegler and Kohl that this substance is the first perceptible product of assimilation in the blue green algae. I have not yet been able, however, after many careful tests made both with sections as well as with fresh filaments, successfully to demonstrate glycogen in *Oscillatoria*. Equally unsuccessful have been many tests with sudan and other reagents, made also with *Oscillatoria*, for the purpose of determining the presence of the minute fatty oil globules, said by Zacharias and Kohl to occur in the cytoplasm of *Tolypothrix*.

It is not the purpose of this paper to discuss the composition or the probable function of the two kinds of granular inclusions of the cytoplasm which have been found by the writer in all the forms studied, since the microchemical tests which I have so far made will not warrant definite conclusions. Attention

is again called, however, to the historical table on p. 2, which presents a most interesting variety of conclusions concerning these inclusions. But I wish to record here some differences of opinion as to the position in the cell of the granules. Bütschli (90) and others thought that the slime globules were chromatin granules and naturally believed that they occured within the central body: although, in some higher plants, Bütschli found them scattered through the whole protoplasm. Kohl (03), probably because he had not examined the matter in sections, agrees that they occur only in the nucleus. Hegler says, on the other hand, that the „slime vacuoles", as he calls them, as well as the cyanophycin granules, lie only in the cytoplasm, outside the nucleus. Fig. 27 is a cross section of *Oscillatoria*, showing a large slime globule, obviously imbedded in one side of the nucleus. Fig. 8 represents a preparation, likewise stained with iron haematoxylin, in which the slime globules are stained more or less dark. In this figure, one such body is shown, pressed into one side of each nucleus. On the other hand, certain minute globules in figs. 7, 11 and 13 seem to be actually enclosed within the limits of the central body. Therefore, while it appears possible, since there is no nuclear membrane, that the slime globules may be sometimes, entirely enclosed by the substance of the central body, they lie usually in the cytoplasm in the immediate vicinity of the nucleus.

The cyanophycin granules may sometimes be seen with high powers in living plants of *Oscillatoria* and other forms (fig. 1). Their relative position is much better shown, however, in sections which have been stained with eosin, e. g., together with some other differentiating stain to bring out the nucleus and other parts of the cell. Fig. 21 is such a preparation of an undetermined species of *Oscillatoria* and fig. 22, of the minute species, *O. splendens*. In both cases, the cyanophycin granules lie in the cytoplasm, in close proximity to the cross walls. In one cell in fig. 21 is shown a minute refractive crystal, lying in a vacuole, where, normally, the cyanophycin occurs. In fig. 23, the granules are shown in a cross section of *Oscillatoria*. Fig. 48 represents a preparation of *Calothrix* in which the granules are stained with safranin, and fig. 56, of *Nostoc*, similarly prepared. In these last drawings, as well as in one of *Cylindrospermum* (fig. 77), we observe that the granules occur, scattered irregularly, throughout the cytoplasm.

### Experiments with digestion.

Some experiments were undertaken by the writer in order primarily to discover whether the assertions of Fischer (97) are correct in regard to certain conclusions of Zacharias (87) and Bütschli (90). Zacharias claimed that pepsin partly digested the peripheral cytoplasm in *Oscillatoria*, leaving the undigested chromatin of the central part as granular, refractive

bodies lying within a delicate network. He employed this method, in fact, to assist in proving the nuclear nature of the central body. Fischer, on the other hand, contends that such an appearance as that shown, e. g., in fig. 31, is due solely to „enzymatische Kontraktion", and that no digestion whatever occurs.

In my experiments, filaments of *Oscillatoria Froelichia* and other forms were allowed to remain two or three days, at about 33° — 36° Cent., in a preparation of Grübler's pepsin; the masses were then washed in water, fixed, carried through the paraffine process, and sectioned. Fig. 20 illustrates a cross section of *Oscillatoria* thus treated, which is drawn to the same scale as the sections of the same species shown in figs. 24 and 25. A comparison of the digested with the undigested sections will at once show that either considerable digestion has taken place, or else a very large amount of „enzymatische Kontraktion". Fig. 19 is a longitudinal view, also treated with pepsin. In both transverse and longitudinal sections, we can see all the parts of the protoplasm which we have previously noted in the untreated sections — chromatophore and chromatin, as well as the dimly defined achromatic portion of the nucleus. The assertions of Hegler and Kohl that the cyanophycin granules are digested was confirmed; and, further, the statement of Kohl that neither pepsin nor pancreatin will digest the slime globules, is also probably true. It is a much more difficult question as to whether any of the protoplasm itself is so affected. The writer, however, firmly believes that some digestion of the protoplasm does occur, and he bases such a conclusion mainly on the fact, perhaps insufficient in itself, that there is not apparent in the normal cell of *Oscillatoria* enough vacuolar space to account for such an enormous shrinkage of volume, through simple plasmolysis alone.

## Summary of results and conclusions.

1. The central body of the *Cyanophyceae* is a nucleus, not essentially different from the nucleus of the higher plants. It consists of a more or less dense, fibrous, achromatic portio, and, enclosed by this, a number of minute, globular, or somewhat irregularly shaped chromatin granules. The chromatic and achromatic substances stain with the standard nuclear stains, e. g., iron haematoxylin and Flemming's triple stain, similarly to the corresponding elements of higher plants (pp. 17—24).

2. In the opinion of the writer, thin, well stained sections, made in both transverse and longitudinal planes, are necessary for the thorough study of the nuclear structure of these organisms.

3. The nucleus of the *Cyanophyceae* usually appears to be in a state of mitotic division. Plants which were subjected to slow desiccation until thoroughly dried showed no perceptible indication of entering a resting condition (p. 26.)

4. Centers of division activity occur with rhythmic regularity in the filamentous forms, a phenomenon already noted in *Spirogyra* (p. 24).

5. The division of the central body is mitotic, since we can find in the changes which it undergoes the usual phenomena which accompany mitosis in the higher organisms (pp. 20—24).

6. The kinoplasmic, achromatic portion of the central body constitutes a „spindle", which has the shape of a flattened disc in the narrow celled species; and in the longer celled forms, of a broad-poled, somewhat cylindrical figure; or, in still others, narrow-poled and spindle-formed. The achromatin consists of a central spindle, which is often very densely fibrous, between the dividing chromosomes; and a portion leading from the chromosomes to the cross walls, which corresponds to the mantle fibers in position and apparently in function (pp. 19—20).

Owing to the peculiar plane of location of the nuclear figure in *Glococapsa*, there is little appreciable development of an achromatic spindle (p. 29).

7. A spireme arrangement of the chromatin granules is also evident in the preliminary nuclear changes. The „segmented spireme" in *Glococapsa* appears to consist of a simple, more or less spiral thread, having about 8 chromatin granules held by the linin, and situated in the middle of the cell, with its long axis corresponding to the long axis of the cell (p. 29).

In the filamentous species, the spireme apparently consists of a much convoluted thread, and it is further probable that it also is made up of a definite number of distinct chromatin granules, arranged along a linin thread (pp. 22, 31).

8. Finally, the most necessary requirement of mitosis is fulfilled in that a longitudinal fission of the chromosomes occurs. This is plainly evident in the case of *Glococapsa*, in which the simple spireme thread divides lengthwise, beginning at the two ends and splitting thence progressively to the middle of the thread. It is highly probable, further, that the splitting of the convoluted spireme of the filamentous species takes place in a somewhat similar manner, since the fission plane begins at the edge of the disc-shaped figure and travels progressively inward to the middle (pp. 22, 23, 31).

9. The number of chromosomes in the cells of the same species is constant. There are 8 chromosomes in *Glococapsa polydermatica* and *Nostoc commune*; 16 in *Oscillatoria tenuis*, in an undet. sp. of *Oscillatoria*, *Calothrix thermalis*, *Phormidium* sp.; and probably 32 in *Oscillatoria princeps* and *O. Froehlichia* (p. 19).

Each chromosome apparently corresponds to a single chromatin granule of the spireme thread. Should this prove true, then this presents the hitherto unrecorded phenomenon of a chromosome which consists of a single chromomere.

10. The division of the cell is usually accomplished by the growing in of a ring-formed wall, which appears to grow independently of and simultaneously with nuclear division (p. 24).

*Gloeocapsa*, however, furnishes two peculiarities in its cell division. The cutting in two of the cell is accomplished by simple constriction, instead of by a ring-formed wall; and, secondly, it has an exceptional plane of division which has been, so far as the writer is aware, nowhere else observed. Instead of the division of the cell occurring in a plane parallel to that of nuclear fission, as in normal cases, in *Gloeocapsa*, the plane of constriction is at right angles to that of the division of the nucleus (p. 30).

11. Although the central body in vegetative filaments seems to be in a state of continuous mitotic activity it appears occasionally to make a beginning toward a resting condition, and to form a delicate membrane and karyolymph. It is probable, however, that the nuclei in the active filaments do not ordinarily approach nearer to a state of rest than the spireme condition or a stage immediately prior to it. This condition is not usually attended by the secretion of karyolymph (p. 32).

12. In spores and heterocysts, on the other hand, the nuclei enter a condition of rest, in which nuclear vacuole and membrane are formed. In heterocysts, the protoplasmic contents soon die, leaving nothing finally evident but disorganized chromatin granules.

In some spores, the nuclear vacuole and membrane may persist; whereas, in the case of *Cylindrospermum* and probably in other forms, the multitude of granules of reserve food encroach so upon the nuclear cavity that, in the mature spores, the membrane appears finally to be broken down and the granules enter the nuclear space. We thus have the peculiar phenomenon of an enormous central body, containing an abundance of cyanophycin bodies, in the interstices of which are the chromatin granules (pp. 27—29).

13. The blue and green coloring matters are held in a diffused state in a peripheral chromatophore, which may have, in some species, the form of a hollow cylinder, or, in others, of a hollow sphere. In the six genera examined, no evidence whatever was found of the presence of minute „cyanoplastids" (pp. 14—16).

14. The only kinds of granular inclusions which were found were the cyanophycin granules and the slime globules. The cyanophycin granules are evidently a form of stored food; and, in those algae with a cylindrical chromatophore, they lie in the cytoplasm, generally closely packed along both sides of the cross partitions. In those species with a hollow spherical chromatophore, the cyanophycin bodies appear to be located in the chromatophore itself, or, more probably, in the cytoplasm between the chromatophore and the central body (p. 33).

The slime globules are also, at least as a usual thing, located in the cytoplasm. They lie, however, in the immediate vicinity of the nucleus; so close are they, in fact, that they

are usually deeply imbedded in one side of the nuclear body (p. 34).

I have been unable to find any indication of oil or glycogen in *Oscillatoria*.

15. Experiments with peptic digestion resulted in the conclusion that some of the cytoplasm itself is digested, as well as the cyanophycin. Much of the protoplasmic contents, however, appears to remain unaffected, so that one may see clearly in digested sections the shrunken chromatophore and central body, together with the refractive granules of indigestible chromatin (p. 34).

16. For the reasons that the nuclei of the vegetative filaments show occasional indications of the formation of a membrane; and, that in spores and heterocysts, we find at least a beginning of the formation of the usual resting condition; and, finally, that the mitotic processes which take place in these plants are similar to those of higher organisms, we are justified in the conclusion that the central body of the *Cyanophyceae* is not essentially different from the nucleus of the higher plants. It may, however, be called a primitive nucleus from the fact that the chromosomes appear to be made up of a single chromomere, and, secondly, because of the unusual simplicity of the spireme of *Gloeocapsa*.

Madison, Wisconsin, U. S. A.

## Literature cited.


Borzi, A.: Note alla morfologia e biologia delle alghi ficocromacee. (Estratto dal Nuovo Giornale Botanico Italiano. Vol. X.)

Bütschli, O.: Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

— — Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.

— — Notiz über Teilungszustände des Zentralkörpers bei einer Nostocacee. (Verh. d. naturh. med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. VI p. 63—68.)

— — Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. (Archiv. f. Protistenkunde. Heft I. 1902.)

Chodat et Malinesco: La structure cellulaire des Cyanophycées. (Laboratoire de botanique de l'université de Genève. Sér. I. Fasc. V. 1893. p. 62—63.)

Chodat, R.: Contenue cellulaire des Cyanophycées. (Archiv. des scienc. phys. et mat. Genève. Sér. III. T. XXXII. 1894. p. 637—641.)

Dangeard, P.: Le noyau d'une Cyanophycée. (Le Botaniste. 3e Série. 1892. p. 28.)

Deinega, V.: Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen. (Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou. 1891.)

Ernst, P.: Über Kern- und Sporenbildung bei Bakterien. Heidelberger Habilitationschrift. (Zeitschr. f. Hygiene. Bd. V. 1889.)

Fischer, A.: (Discussion concerning Bütschli's nucleus in Oscillatoria. (Sitzungsberichte der k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-Phys. Klasse. 1891. März.)

— — Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien. Jena 1897.

Hansgirg, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis von der Verbreitung der Chromatophoren und Zellkerne bei den Phycochromaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. III. 1885. p. 14.)
Hegler, R.: Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVI. 1901. p. 229—353.)
Hieronymus, G.: Die Organisation der Phycochromaceenzelle. (Cohn's Beiträge zur Biolog. d. Pflanz. Bd. V. 1892. p. 461.)
— — Ueber die Organisation der Phycochromaceenzelle. (Bot. Zeitung. 1893. p. 73.
Kohl, F. G.: Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Jena 1903.
Lawson, A. A.: On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast. (Bot. Gaz. Vol. XXXV. 1903. p. 305—317.)
Macallum, A. B.: On the cytology of non-nucleated organisms. (Trans. of the Canadian Inst. Vol. VI. 1899. p. 439.)
Macfarlane, J. M.: Current problems in plant cytology. (Cont. from Bot. Lab. Univ. of Pennsylvania. Vol. II. 1901. No. 2.)
Massart, J.: Sur le protoplasme des Schizophytes. (Recueil de l'Institut Botanique. Bruxelles. Tome V. 1902.)
Marx, F. A.: Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien. Erlanger Diss. 1892.
Nadson, G.: Über den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes. (Scripta botanica horti Petropolitan. Bd. IV. 1895.)
Palla, E.: Beitrag zur Kenntnis des Baues der Cyanophyceen-Protoplasts. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXV. 1893. p. 512.)
Reinhardt: Algologische Untersuchungen. Odessa 1885.
Schmitz: Untersuchungen über den Zellkern der Thallophyten. (Sitzungsber. der niederr. Ges. Bonn 1879.)
— — Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Ibid. 1880.
— — Die Schizophyten oder Spaltpflanzen. (Leopoldina. XIX. 1883. No. 11—14.)
Scott, D. H.: On nuclei in Oscillaria and Tolypothrix. (Journ. of the Linn. Soc. Botany. Vol. XXIV. 1888.)
Stockmayer, S.: Über Spaltalgen. (Ber. d. D. Bot. Ges. XII. 1894. p. 102—104.)
Strasburger, E.: Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Bonn 1882.
Wager, H.: The cell structure of the Cyanophyceae. Preliminary paper. (Proc. Royal Soc. Vol. LXXII. 1903. p. 401—408.)
Wille, N.: Über die Zellkerne und die Poren der Wände bei den Phycochromaceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. I. 1883. p. 243.)
Wilson, E. B.: The cell. New-York 1900.
Zacharias, E.: Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. (Botan. Zeit. 1887. p. 300.)
— — Über die Zellen der Cyanophyceen. (Botan. Ztg. 1890. p. 1.)
— — Über die Zellen der Cyanophyceen. (Botan. Ztg. 1892. No. 38.)
— — Über die Cyanophyceen. (Abhandl. aus dem Gebiete d. Naturw. Hamburg 1900.)
Zukal, H.: Über den Zellinhalt der Schizophyten. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. X. 1892.)
— — Zur Frage über den Zellinhalt der Cyanophyceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1894. p. 49.)
— — Beiträge zur Kenntnis der Cyanophyceen. (Österreich. Botan. Zeitschrift 1894. p. 284.)
— — Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1894. p. 256.)

## Explanation of plates.

The figures were drawn with the aid of a Zeiss camera lucida. All except the nine mentioned below were drawn with a Zeiss apochromatic

immersion objective. 2 mm. 1.30 N. A., and Zeiss compensating ocular 12. Figs. 6, 7, 8, 10, 11, 14, 17, 26, 27 were made with a compens. ocular 18, and the 2 mm objective.

The abreviations Flem. and Heid. stand for Flemming's triple stain and Heidenhain's iron haematoxylin, respectively.

**Plate I.**

(Figs. 1—6, *Oscillatoria tenuis.*)

Fig. 1. A living filament, showing the blue green peripheral chromatophore and the colorless central portion. The cyanophycin granules and two slime globules are also shown.

Fig. 2. A section stained with Heid. and eosin. The filament was first dried on the ground before fixing. At the end of several months, the dried material was still living. The central body is overstained and, in some cells, appears to have long chromosomes; in certain cells, the central body seems to be undergoing direct division. The shrunken cytoplasm is stained red.

Fig. 3. From a preparation fixed with the Hegler $SO_2$-Alcohol mixture, and stained with Heid. and eosin. The central body is overstained and appears to be, in some cases, shrunken and poorly fixed.

Fig. 4. A cross section of a well fixed filament, similar to that shown in fig. 6. The dark chromatin granules are surrounded by bluish kinoplasm.

Fig. 5. A cross section of a filament treated similarly to that shown in fig. 2. The shrunken central body shows in cross section such an one as that represented in the uppermost cell in fig. 2.

Fig. 6. A section stained with Heid. The minute black chromatin granules lie in a bluish achromatin. The lowermost cell appears to be in a spireme condition.

(Fig. 7—9, *Oscillatoria Froehlichia.*)

Fig. 7. Stained with Flem. The mantle portion of the spindle is unstained. Slime globules, also unstained, are shown, imbedded in one side of the nucleus.

Fig. 8. A preparation stained with Heid. and eosin. Each sectioned nucleus shows one slime globule, stained light bluish with the l. c. aematoxylin. The minute chromosomes are black and the achromatic spindle is very light bluish. The chromatophore is reddish in color.

Fig. 9. A longitudinal section, stained with Heid., showing at *a*, *bc* and at *d*, three division centers in which division of the central body is at its maximum.

(Figs. 10—13, *Oscillatoria princeps.*)

Fig. 10. A thin section stained with Flem. The dark purplish chromosomes are more distinct in cells 1 and 4 that in 2 and 3. The central spindle is usually bluish, but is sometimes so densely fibrous that it may be even stained bright red with the safranin. The mantle fibers, leading from the chromosomes, are very dimly stained. Cyanophycin and slime are unstained.

Fig. 11. A section stained with methylene blue and eosin; the central body appears almost homogeneous. A secondary division may also be observed.

Fig. 12. A preparation which was stained four times unsuccessfully in Flem., then in Heid. and eosin. The central body is much overstained. The mantle fibers are shown, leading from the central body completely to the protoplasmic „Schicht" along the partition wall.

Fig. 13. A section overstained with Flem. No differentiation into chromatin and achromatin can be seen. A secondary division may be observed in the two contiguous daughter central bodies.

Fig. 14. Section of an undetermined species of *Oscillatoria*, stained with Flem. The nuclei in the four cells at the right of the figure appear to be in a resting condition.

Fig. 15. A cross section of a small species of *Oscillatoria*, stained with Flem. in which about 12—16 bright red chromatin granules may be counted.

Fig. 16. A cross section of *O. Froehlichia* stained with Flem., in which the dark purplish chromatin granules and dimly defined achromatin appear to lie in a nuclear vacuole. Such an appearance, in which a nuclear membrane appears to be visible, occurs but rarely in vegetative cells.

Fig. 17. From the same preparation as fig. 14. The chromatin and achromatin appear to be fused together. The lowermost nucleus probably represents a section of a spireme condition, in which the fission plane has begun to divide the disc shaped figure.

Fig. 18. Cross section of *O. princeps*, stained with Heid. The chromosomes number about 32. The coarse meshwork of kinoplasm represents the mantle fiber region; in the middle is a denser portion corresponding to the narrow part of the constricted central spindle in fig. 10, cells 1 and 4. The chromatophore is also distinctly kinoplasmic.

Fig. 19. A section of *O. Froehlichia*, after treatment for three days with pepsin. The cyanophycin granules and portions of the protoplasm have evidently been digested. The indigestible chromatin granules are stained dark blue with Heid., while the cytoplasmic portion which remains undigested is unstained. The slime globules may be seen in other sections to be still undigested.

Fig. 20. A cross section of the same, stained with Heid. and eosin. In the shrunken protoplast may be seen chromatophore, chromatin, and achromatin.

Fig. 21. A section of a species of *Oscillatoria*, stained with anilin blue and eosin. The cyanophycin granules along the partition walls are stained red; the central body a dim blue, sometimes with darker, denser, or granular portions showing; the peripheral chromatophore is dark blue.

Fig. 22. *O. splendens*, similarly stained, showing the large, sometimes irregular, cyanophycin granules.

Fig. 23. A cross section of the same species as in fig. 21, similarly stained, with cyanophycin granules red, lying in a dimly blue, protoplasmic network.

Fig. 24. A cross section of *O. Froehlichia*, stained with Flem. About 32 bright reddish chromosomes may be counted. The peripheral chromatophore is stained somewhat bluish.

Fig. 25. A section from the same preparation as that shown in fig. 24, in which the chromatin and achromatin appear to be somewhat fused together.

Fig. 26. Cross section of *Oscillatoria* sp., stained with Heid., showing about 19 chromatin granules; some possibly belong to the lower group of chromosomes. This and the next figure probably represent spireme stages.

Fig. 27. A similar preparation, showing a large, dark-colored slime globule, imbedded in one side of the nucleus. Here only 13 chromosomes can be seen.

Fig. 28. An end view of a cell from a filament of *O. Froehlichia*, which was left three days in chloroform water, in order to extract the phycocyanin. The bright green color of the chromatophore appears to be uniformly diffused, and no indications of plastids are seen. The granules in the central portion are probably cyanophycin and chromatin.

Fig. 29. A side view of a portion of a filament of the same species, similarly treated. The cells are still enclosed within their walls. The peripheral portion is colored a much darker green than the middle. The distinct granulation appears only in the middle and is obviously caused by the same granules seen in end view in fig. 28.

Fig. 30. A freshly treated filament of *O. Froehlichia*, lying in a 20% solution of $KNO_3$. Compare the plasmolized cells here with the digested filament in fig. 31.

Fig. 31. A filament of *Oscillatoria* digested for several days in pepsin, at about 35° Cent.; then stained with Heid. The granules are dark blue, and they lie in a light bluish central body. The outer portion of the protoplasm is unstained.

(Figs. 32—34, *Phormidium* sp., all stained with Heid.)

Fig. 32. 16 chromosomes show very distinctly in this cross section.

Fig. 33. Two vacuolar formations are seen in the central body. It is possible that these are slime globules. The achromatin is here more distinctly visible than in fig. 32.

Fig. 34. A longitudinal section of a filament, still lying in the thick, gelatinous membrane. The lowermost nucleus is completely divided; but the central spindle may still be dimly seen. The mantle fibers in the latter cell are more sharply defined.

Fig. 35. *Glococapsa*, left about two days in chloroform water. Nothing appears to remain in the dead, colorless cells but the colorless cyanophycin granules.

Fig. 36. *Glococapsa*, left 24 hours in chloroform water. Some of the extracted phycocyanin may be seen in the space between the cell and the gelatinous wall. The cells so treated are usually bright green; sometimes yellowish. The granulation is very distinct; obviously the granules are the same as those in fig. 35.

**Plate II.**

(Figs. 37—53, *Calothrix thermalis* Hansgirg.)

Fig. 37. Section of the large end of a filament, in its gelatinous envelope, showing the heterocyst with disorganized nucleus, and three vegetative cells, each with a nucleus in division. In the lowermost cell, division is completed. In the other cells, the stain is not differentiated sufficiently to show clearly chromosomes and central spindle. Mantle fibers are dimly shown. The ring formed walls are not, in this instance, well stained by the Heid.

Fig. 38. A preparation stained with Flem., showing dimly the central body. The cavities in which the cyanophycin granules lie are here seen to surround completely the nuclear body.

Fig. 39. Three cells near the attenuated end of the filament. The central body, poorly stained with Flem., is here greatly elongated.

Fig. 40. A similar section, stained with Heid. Cavities containing cyanophycin are shown in the cytoplasm.

Fig. 41. A broad, vegetative cell, stained with Heid. The achromatic, as well as the chromatic, structures are shown.

Fig. 42. Cross section of a large vegetative cell in which chromatin granules and linin appear somewhat fused together. Flem.

Fig. 43. A cross section in which 16 chromatin granules are seen. Heid.

Fig. 44. A cross section, stained with Flem. At one side of the central body is a slime globule. Many unstained cyanophycin granules are shown in the cytoplasm.

Fig. 45. A similar preparation to that in fig. 44.

Fig. 46. A cross section of an elongated cell. Flem.

Fig. 47. An elongated cell strongly stained with Heid.

Fig. 48. A preparation stained with Flem., in which only cyanophycin granules are stained red with safranin.

Fig. 49. A heterocyst in longitudinal view, stained with Heid. The dark body in the middle is probably a „Verschlußkörper" (Kohl).

Fig. 50. Cross section of a heterocyst, showing in the middle the „Verschlußkörper", and surrounding it what appears to be a nuclear vacuole, bounded externally with a ring of disorganized chromatin.

Fig. 51. A similar preparation, with central vacuole.

Fig. 52. A young heterocyst in cross section; the gelatinous sheath is also shown.

Fig. 53. A young heterocyst in cross section; showing a dim achromatic reticulum in the nuclear cavity.

(Figs. 54—60, *Nostoc commune* Vaucher.)

Fig. 54. A preparation stained with Heid. The central body not well differentiated.

Fig. 55. A similar preparation, showing about 8 chromatin granules. Both slime globules and cyanophycin granules are shown.

Fig. 56. Showing cyanophycin granules only, stained with safranin.
Fig. 57. A cross section, showing in the central body both chromatin and achromatin.
Fig. 58. A spore (?) which shows a nucleus in resting condition.
Fig. 59. Another spore, showing about 8 chromatin granules. Flem.
Fig. 60. A similar preparation.

(Figs. 61—76, *Gloeocapsa polydermatica* Kützing, all stained with Heid.

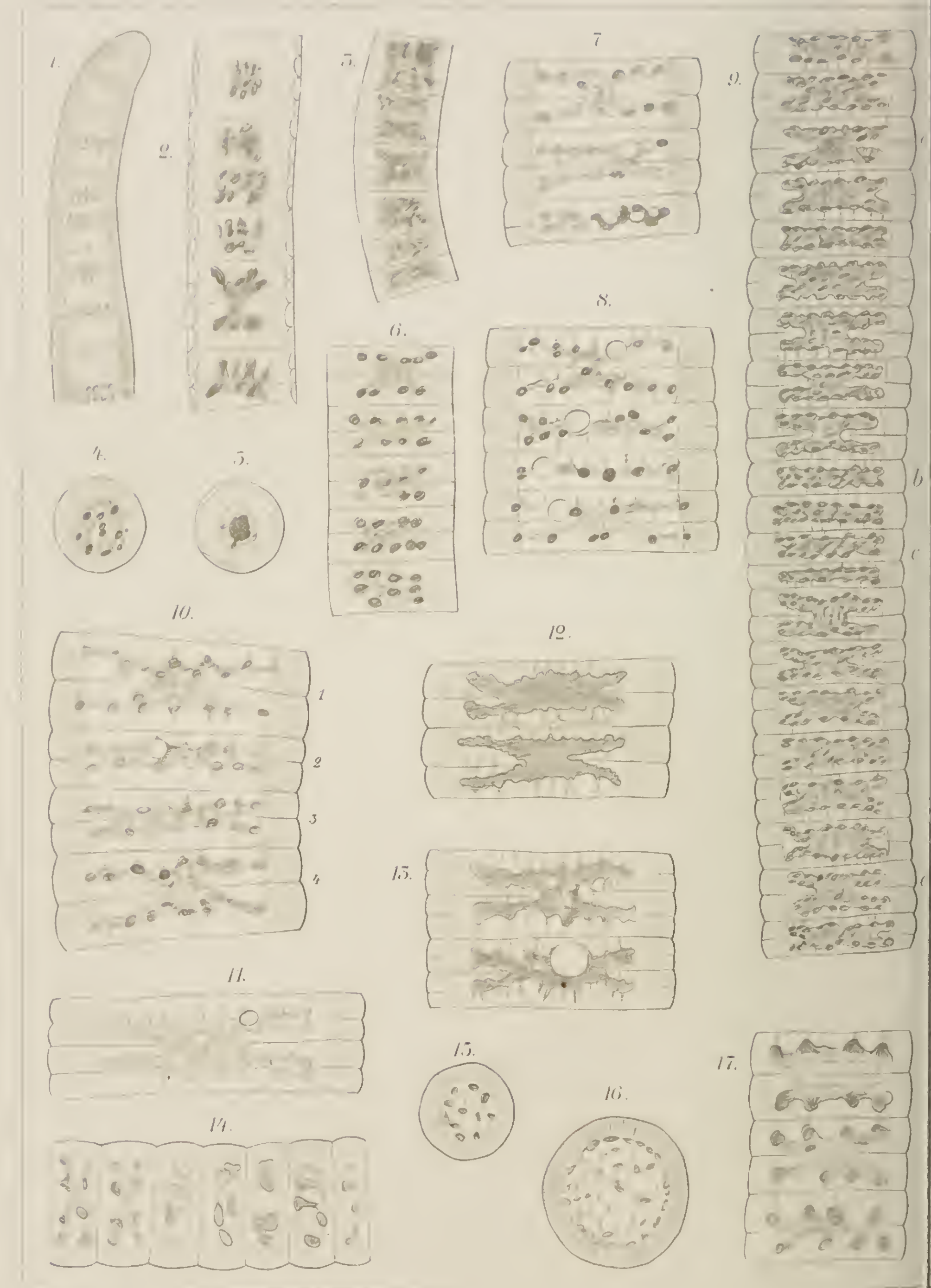
Fig. 61. A dividing cell, with its surrounding gelatinous wall. The central body is too deeply stained.
Fig. 62. A young cell, showing about 8 chromatin granules and the achromatic portion.
Fig. 63. A dividing cell, showing a deeply stained epireme thread. In the vacuolar spaces in the cytoplasm, are the „slime globules" (of Schmitz).
Fig. 64. A young cell, in which the central body shows clearly 8 chromatin granules and an achromatic portion.
Fig. 65. A cell, apparently in a similar condition to that shown in fig. 64.
Fig. 66. Shows about 8 chromatin granules, and at one side of the central body, a large globule. It is possible that such globular bodies are slime globules; although they do not seem to be stained as the slime in *Oscillatoria* and in other instances with methylene blue.
Fig. 67. An older cell in which about 11 or 12 chromatin granules are shown.
Fig. 68. A spireme stage, in which the simple spireme thread has a distinctly spiral form.
Fig. 69. A young cell, showing only about 7 chromatin granules. Certain fibrous projections from the central body, which extend into the cytoplasm between the food granules, are somewhat stained by the haematoxylin.
Fig. 70. A cell in a state of division in which the spireme thread is double. We can now count about 16 chromatin granules.
Fig. 71. Showing the peculiar manner in which the divided spiremes separate, the one being drawn into the upper daughter cell, the other into the lower. It is possible that there are cytoplasmic fibers, corresponding to the mantle fibers, attaching the spireme to the end of the cell, and exerting a pull as the cell elongates. These are not evident, however. Judging from the figure, there appears to be an actual flowing of the spireme substance into the daughter cell. The central spindle between the separating spiremes is obviously very little developed.
Fig. 72. A spiral spireme thread in which we can count about 7 or 8 chromatin granules.
Fig. 73. A constricting cell in which the two daughter spiremes have completely separated. About 8 chromatin granules can be counted in each daughter cell.
Fig. 74. A spireme which appears to be splitting at the two ends.
Fig. 75. Another instance, in which the splitting of the spireme at the two ends is even more obvious.
Fig. 76. A step further advanced than in fig. 73, in which the constriction plane has completely divided the cells, which have yet become rounded off.

(Figs. 77—103, *Cylindrospermum stagnale* Bornet and Flahault.)

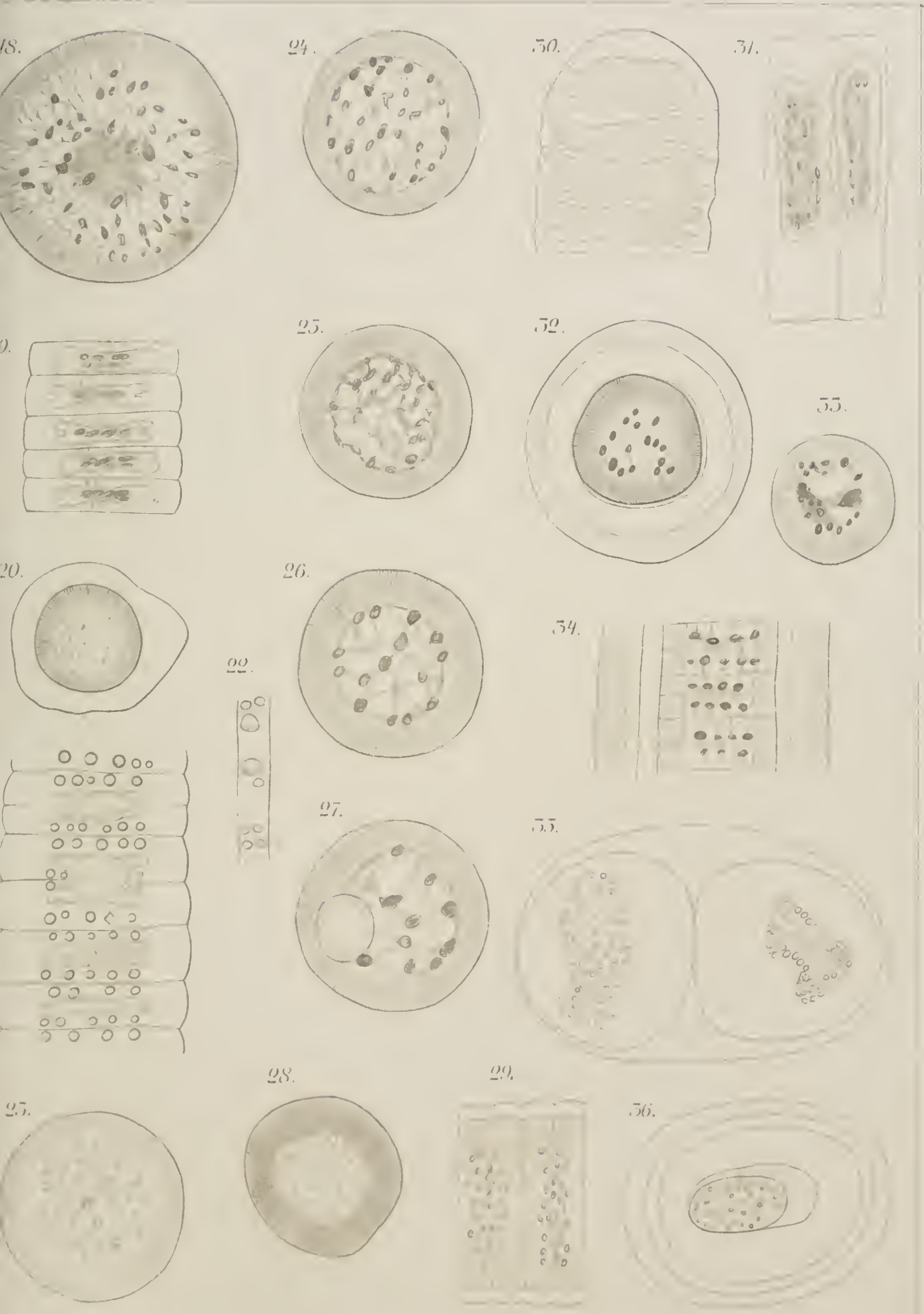
Fig. 77. A preparation freshly stained with methylene blue. The heterocyst show two minute, dark blue slime globules; the spore, one (sometimes several); the vegetative cells each one to several. The granulation in the cytoplasm of the spore is here quite evident.
Fig. 78. A filament, similarly stained, in which the spore cell is no larger than the vegetative cells. The heterocyst bears at its end several bacteria-like bodies.

Fig. 79. Another filament, similarly stained, in which no spore is as yet differentiated. The central body in the young heterocyst is here, unlike in the older conditions, somewhat stained by the methylene blue.
Fig. 80. A longitudinal section, stained with Heid., showing both the chromatic and achromatic elements of the central bodies. Some in the vegetative cells are spindle-shaped; some are apparently undergoing division.
Fig. 81. A vegetative cell, freshly stained with methylene blue, showing a large vacuole in the cytoplasm.
Fig. 82. A cross section of a vegetative cell, stained with Heid. and eosin. One can see about 8—10 chromatin granules lying in a bluish achromatic substance.
Fig. 83. A cross section, showing only about 6 chromatin granules.
Fig. 84. Chromatin and achromatin in longitudinal section. Heid.
Fig. 85. Another similar preparation. Heid.
Fig. 86. A longitudinal section stained with Flem.; the central body is not properly differentiated.
Fig. 87. Cross sections, similarly stained.
Fig. 88. A preparation, showing heterocyst, spore, and one vegetative cell. Heid.
Fig. 89. A longitudinal view, showing a slime globule (sometimes stained dark), imbedded in each nucleus. One cell is being divided by a ring-formed wall. Heid.
Fig. 90. Vegetative cells, stained with Heid. In two cells, the central body is overstained: in the third, the chromatin granules are apparent.
Fig. 91. A young heterocyst, showing a resting nucleus. Heid.
Fig. 92. A longitudinal section, in which the central body is but poorly differentiated. Heid. and eosin.
Fig. 93. A young spore, showing a resting nucleus. The cyanophycin granules in the cytoplasm are stained red. Heid. and eosin.
Fig. 94. A mature spore, freshly stained with methylene blue. The dense peripheral portion of the protoplasm appears to be without granulation, whereas the central body itself contains numberless cyanophycin granules.
Fig. 95. A longitudinal section of a mature spore, stained with Flem., in which the central body is seen to be completely filled with unstained (or sometimes red with safranin) cyanophycin granules. In the interstices between the cyanophycin, are the darkly stained chromatin granules.
Fig. 96. A cross section of a mature spore, stained with Flem. The unstained cyanophycin granules are here seen to occupy only the outer portion of the central body. In the middle is an achromatic substance. The dark granules are chromatin.
Fig. 97. A similar section, in which some cyanophycin granules appear to be in the cytoplasm as well as in the peripheral part of the central body. Flem.
Fig. 98. A cross section stained with anilin blue and eosin. The chromatin is here not differentiated. The cytoplasm and achromatin stain alike blue.
Fig. 99. A cross section of a somewhat younger spore than tha shown in fig. 97; similarly stained. The peripheral chromatophore still contains some cyanophycin.
Fig. 100. A cross section of a young spore, stained with Heid. and eosin. The nucleus possesses a delicate membrane and karyolymph. The cyanophycin is stained red.
Fig. 101. Cross section of a very young spore, showing a nucleus in resting condition. Flem.
Fig. 102. A similar section, similarly stained, of a somewhat older spore.
Fig. 103. A still older spore in cross section. The nuclear membrane has not yet been broken down.





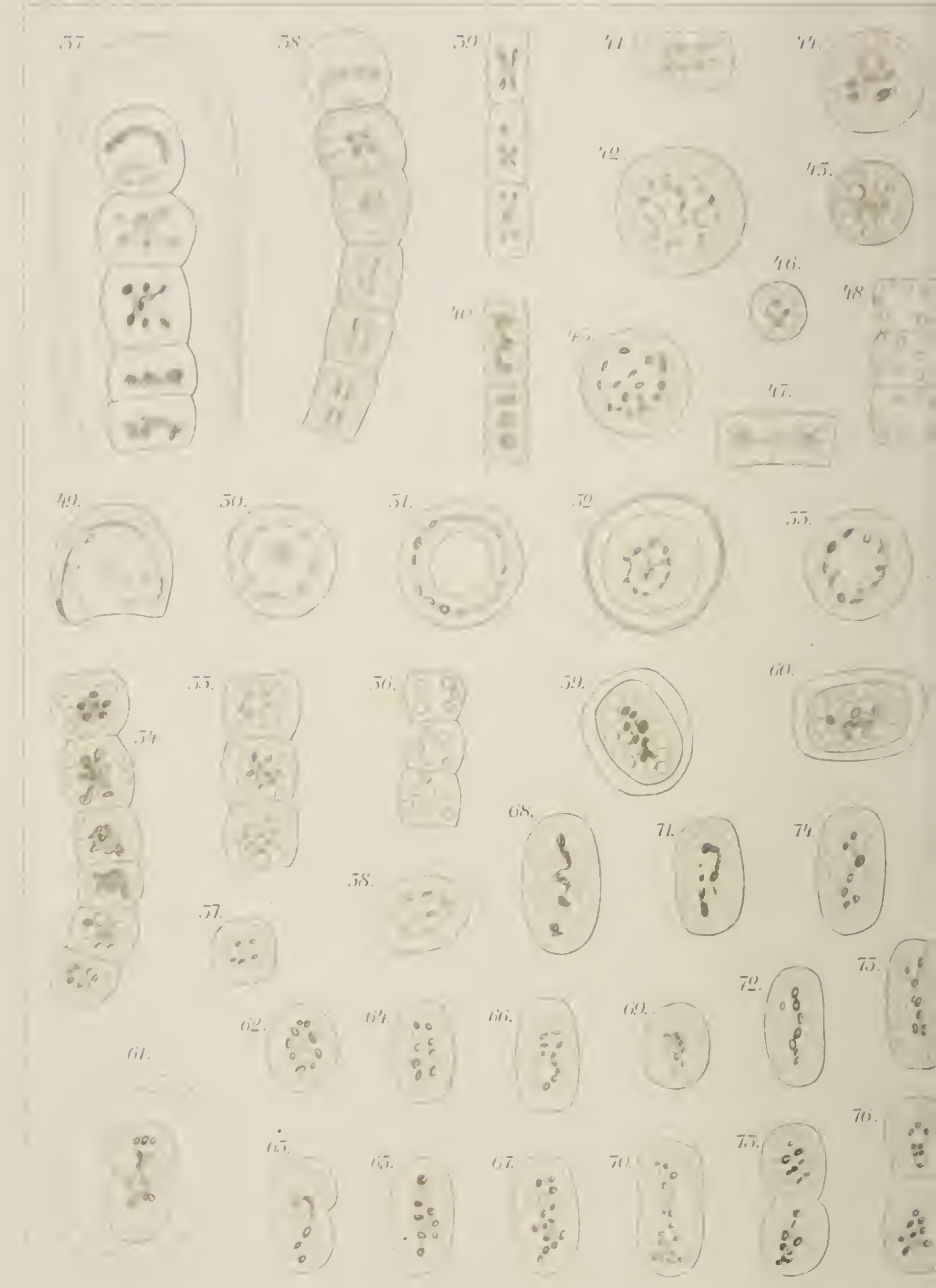

Verlag von Geor

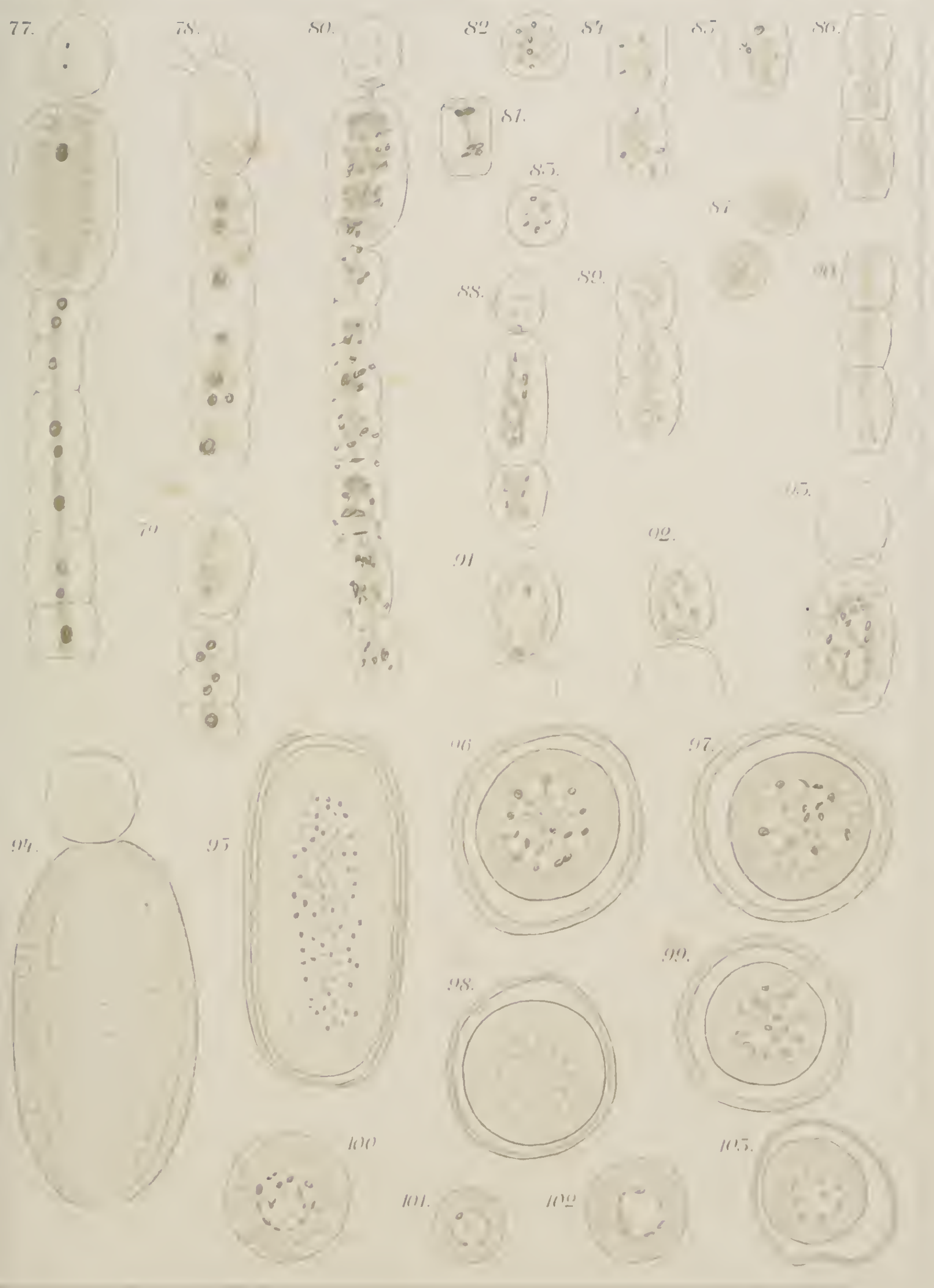



me in Leipzig










heme in Leipzig



# Über die Größe des Zellkerns.

Von

**J. J. Gerassimow.**

Mit Tafel III u. IV.

Die Größe des Zellkerns ist bei verschiedenen Tieren und Pflanzen eine verschiedene und schwankt in ziemlich weiten Grenzen; in verschiedenen Zellen eines und desselben vielzelligen Organismus kann diese Größe ebenfalls eine ungleiche sein, und sogar in einer und derselben Zelle kann sie sich nach Maß des Lebens und des Wachstums dieser Zelle verändern.

Sind die möglichen Schwankungen der Kerngröße nach der einen oder anderen Seite grenzenlos, oder sind sie durch gewisse Grenzen limitiert?

Welche Folgen führt die Veränderung der Größe der Kerne für sie selbst mit sich wie auch für die sie enthaltenden Zellen?

Eine genaue Antwort auf diese Fragen kann nur eine experimentelle Untersuchung geben. Eine solche Untersuchung ist von mir an den Kernen der *Spirogyra* gemacht worden. Die Kerne dieser Alge stellen ein sehr bequemes Objekt für Untersuchungen solcher Art vor, da sie in der Zelle gewöhnlich in der Einzahl vorkommen, eine bestimmte Lage im Zentrum der Zelle einnehmen und fast bei allen Arten in lebendigem Zustand deutlich zu sehen sind. Die Zellen der *Spirogyra* selbst sind typische grüne, frei lebende, pflanzliche Zellen.

Obgleich die Resultate der vorliegenden Mitteilung auf Grund der Untersuchung der Kerne nur der einen Gattung *Spirogyra* erhalten worden sind, so müssen diese Resultate doch dem Wesen der Sache nach auch für andere Kerne, welche vollkommen lebendigen Zellen angehören, richtig sein.

Bei der Erforschung irgend einer Erscheinung ist es wichtig, dieselbe möglichst genau, wenn auch nur an einem Objekt, zu untersuchen, um einen sicheren Stützpunkt für fernere umfangreichere Untersuchungen zu haben.

# Vergrößerung der Kerne.

## I. Primäre Vergrößerung der Kerne.

(Tab. I—XII, XVIII—XXI.)

Wenn man eine sich teilende *Spirogyra*-Zelle der Abkühlung oder der Anästhesierung durch Äther, Chloroform oder Chloralhydrat unterwirft, kann von den zwei sich bildenden Tochterzellen (oder Kammern) die eine sich ganz kernlos erweisen, während dafür die andere in solchem Falle die ganze vergrößerte Masse des Mutterkerns enthalten wird[1]. Der Überfluß an Kernmasse erscheint in dieser letzteren Zelle in der Form 1. zweier Kerne von gewöhnlicher Größe, 2. oder eines Kerns, jedoch von größeren Dimensionen, welcher dabei entweder einfach ganz ist (Taf. III, Fig. 16), oder mehr oder weniger stark in zwei oder mehrere Teile geteilt ist, d. h. in der Form eines zusammengesetzten Kerns erscheint.

Auf diese Weise bilden sich im zweiten Falle Zellen, deren Kerne, wie die Messung zeigt, annähernd doppelt gegen die Norm vergrößert sind. In diesen vergrößerten Kernen befindet sich entweder ein Nucleolus, welcher in solchem Falle ebenfalls größer als die Norm ist, oder zwei und mehr Nukleolen. In den Nukleolen bemerkt man manchmal zartere Stellen oder Vakuolen; manchmal, besonders in den Nukleolen, welche sich nach der Anästhesierung gebildet haben, findet sich eine größere Vakuole, und solche Nukleolen haben im optischen Querschnitt das Aussehen von Ringen.

Die zusammengesetzten Kerne behalten ihre Form bis zur neuen Teilung bei. Dieses ist auch für solche Kerne richtig, in welchen die Zusammengesetztheit sich nur in der Existenz irgend eines unbedeutenden Auswuchses am Kernkörper ausdrückt. Anscheinend finden bei dem ruhenden Zustand des

[1] Zum Erhalten kernloser Zellen und Kammern mit den dieselben ergänzenden Zellen und Kammern ist es am bequemsten, auf folgende Weise zu verfahren: Am Abend oder in der Nacht, wann gewöhnlich die Teilung der Zellen zur Frühlings- und Sommerzeit vor sich geht, wird das die sich teilenden Zellen enthaltende Material der Abkühlung (oder der Anästhesierung) unterworfen: die Dauer und die Intensität der Abkühlung kann verschieden sein und muß, wie sich von selbst versteht, untereinander in einem gewissen umgekehrten Verhältnis stehen. Indem man am Morgen des folgenden Tages das dem Experiment unterworfene Material bei schwachen Vergrößerungen besichtigt, ist es leicht, diejenigen Fäden auszuscheiden, in welchen kernlose Zellen und Kammern sich gebildet haben.

Bei öfterer Untersuchung der Sommerkulturen der *Spirogyra* fällt es auf, daß in verschiedenen Nächten die Zahl der sich teilenden Zellen in denselben bei weitem nicht die gleiche ist: In einigen Nächten gelingt es fast allen Zellen sich zu teilen, in anderen Nächten aber ist die Zahl der sich teilenden Zellen eine verhältnismäßig geringe. Die Ursache dieser Erscheinung verdient eine genaue Untersuchung. Es ist wahrscheinlich, daß, außer dem Unterschied in den Lebensbedingungen des vorhergehenden Tages auch die Temperatur, der barometrische, elektrische und überhaupt dynamische Zustand der Atmosphäre in der Nacht ebenfalls einen Einfluß auf diese Erscheinung ausübt.

Kerns in dessen Innerem keine bedeutende morphologische Umwandlungen statt.

Der Umstand, daß der zusammengesetzte Kern seine eigenartige Form an derselben Stelle. wo der gewöhnliche und große einfache Kern die normale Form hat, beibehält, zeigt deutlich, daß die Form des Kerns vor allem von den Eigentümlichkeiten seines inneren Baues abhängt.

Der sukzessive Gang der Bildung der primär vergrößerten Kerne — der einfachen, wie auch der zusammengesetzten — aus dem Stadium des sich teilenden Mutterkerns sowohl wie die Zahl und die Größe der Chromosomen in denselben, wurden von mir nicht umständlich untersucht [1]).

Die Zellen, welche Kerne von beträchtlicherer Größe enthalten, können sich noch auf andere Weise bilden. Im Mai 1897 kopulierten von mir erhaltene Zellen von *Spirogyra majuscula* und gaben Zygoten. Von im August desselben Jahres gekeimten reifen Zygoten enstanden Fäden aus Zellen, welche je einen Kern, jedoch von größeren Dimensionen und mit größeren Nukleolen, enthielten. Dieser Fall zeigt, daß die Vergrößerung der Menge von Kernsubstanz in der Zelle, wenigstens bis zu einem gewissen Grad, sich auf geschlechtlichem Wege befestigen und der Nachkommenschaft überliefert werden kann.

Wie bemerkt, können die großen zusammengesetzten Kerne ihre Form nur bis zur ersten Teilung beibehalten. Ihre Nachkommenschaft besteht schon bis zur ersten Generation gewöhnlich aus großen, jedoch schon einfachen, Kernen. Es kommt vor, daß der zusammengesetzte Kern sehr stark in zwei Hälften zergliedert ist und dieselben untereinander nur eine sehr schwache Verbindung haben. Ein solcher Kern kann schon bei der ersten Teilung 4 Tochterkerne von gewöhnlicher Größe, je 2 in jeder Tochterzelle, geben.

„10 mal gelang es mir, folgende Erscheinung zu beobachten. Einige Stunden nach der Beendigung des Experiments der Abkühlung erwies sich in einer von den Tochterzellen, nahe zur neuen Querscheidewand, ein großer Kern mit einer Substanz, welche bei der Beobachtung in lebendigem Zustand etwas aufgelockert und von ungleichmäßiger Dichtigkeit war [2]). Dieser Kern fing an, sich zur Mitte der Tochterzelle zu bewegen, und teilte sich während des Weges in zwei Kerne, doch ohne karyokinetische Figuren, sondern eine Figur bildend, welche nach

[1]) Es würde von Interesse sein, zu untersuchen, 1. aus welchen Stadien der sich teilende Kern unter der Einwirkung der Abkühlung und der Anästhesierung sich notwendigerweise in einen vergrößerten, einfachen oder zusammengesetzten Kern verwandelt, 2. ob der zur Zeit des Experiments in einem der ersten Vorbereitungsstadien der Teilung sich befindende Kern sich wieder in einen ruhenden Kern ohne deutliche Vergrößerung der Masse verwandelt.

[2]) Eine solche aufgelockerte Kernmasse sah und beschrieb Schmitz bei der Kernteilung von *Valonia utricularis* Ag.

Schmitz, Fr., Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der *Siphonocladiaceen*. Halle 1879. p. 27, 28.

ihrem äußeren Aussehen der Figur der direkten Kernteilung ähnlich war. Beide neue Kerne fuhren fort, sich zur Mitte der Tochterzelle hin zu bewegen, wichen zur selben Zeit auseinander und nahmen schließlich ihre entsprechende Lage einander gegenüber ein (Fig. 19)."

„Folglich hat sich in diesem Falle der sich teilende Kern unter dem Einfluß der Abkühlung in einen umfangreicheren Kern verwandelt, und dieser letztere hat sich einige Zeit nachher in zwei geteilt in einer Weise, welche man der direkten Teilung gleichsetzen muß [1])."

In einer neuerdings erschienenen Arbeit hat Wisselingh [2]) die Meinung geäußert, daß in den gegebenen Fällen nicht eine reale Teilung ganzer Kerne, sondern nur eine Trennung und ein Voneinanderweichen zweier aneinander gepreßter Kerne stattfinden konnte. „Wenn zwei Kerne unmittelbar aneinander liegen und von einer Cytoplasmaschicht umgeben sind, so ist es beim Leben unmöglich, sie voneinander zu unterscheiden. Das spricht schon fast von selbst, wenn die Kerne aufeinander liegen, so daß der eine den andern bedeckt: aber auch, wenn sie nebeneinander liegen, ist es ebenso. Wenn man in Zweifel steht, ob ein oder zwei Kerne vorliegen, so kann man verschiedene Methoden anwenden, um zur Gewißheit zu kommen. Man kann mit dem Flemmingschen Gemisch fixieren und nach einigen Tagen die Fäden mit Chromsäure untersuchen. Das Cytoplasma wird dann gelöst und deshalb auch das Cytoplasmaschichtchen um die Kerne. Demzufolge kann man die Kerne deutlicher wahrnehmen. Auch kann man beim Leben eine 1 % Chloralhydratlösung oder eine ½ % Phenollösung hinzufügen. In der Blase, welche sich dann bildet, kann man die beiden Kerne, falls zwei vorhanden sind, gewöhnlich leicht voneinander unterscheiden. . . . . . . . . . . . Zumal die letzterwähnten Beobachtungen zeigen klar, daß es beim lebendigen Material untunlich ist wahrzunehmen, ob man es mit einem Kern oder mit zwei zusammengeschmiegten zu tun hat."

„Was die Figuren Gerassimoffs angeht, so bemerke ich, daß man dieselben ebenso gut erklären kann unter der Annahme, daß zwei aneinander liegende Kerne auseinander weichen, als daß eine besondere Teilungsart, die direkte Teilung, vorliegt. In den Figuren 11 und 12 sind beide Kerne wahrnehmbar, und befinden sie sich nebeneinander. In Fig. 19 scheinen beide Kerne einander genau zu decken. Fig. 19 macht den Eindruck, daß diese Kerne von einander schieben, und daß der untere Kern gerade wahrnehmbar geworden ist. Die obigen Wahrnehmungen

---

[1]) Gerassimow, J. J., Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1899. No. 2 u. 3. p. 237, 238.)

Alle diese Fälle fanden in den herbstlichen und winterlichen Kulturen statt.

[2]) van Wisselingh, C., Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. Abteilung I. Heft X/XII. Leipzig 1903.)

machte Gerassimoff, nachdem eine plötzliche Abkühlung hemmend auf die Karyokinese eingewirkt hatte. Ich nehme an, daß in den oben erwähnten Fällen die Karyokinese auch die Bildung von zwei Tochterkernen veranlaßt hatte, daß dieselben anfangs jedoch nicht auseinander gewichen waren oder wieder zusammengekommen waren, wie in verschiedenen anderen Fällen von mir festgestellt wurde [1]."

Da ich meine Beobachtungen ausschließlich an lebendigen Kernen machte, ohne bei ihrer Erforschung zur Hilfe der Reagentien zu greifen, so kann ich die Angaben von Wisselingh weder bestätigen noch verneinen.

Es wäre erwünscht, dieses Faktum auf die ausführlichste Weise zu untersuchen [2].

Nur muß man berücksichtigen, daß es nicht leicht ist, ein vollkommen deutliches Resultat zu erhalten. Die Schwierigkeit der Lösung des Problems besteht darin, daß es nach der Angabe Wisselinghs im lebendigen Zustand der Kerne unmöglich ist, zu entscheiden, ob man es mit ganzen Kernen zu tun hat oder mit Kernen, welche aus zwei einzelnen, jedoch stark aneinandergepreßten Kernen bestehen. Zur Aufklärung dieses Umstands erweist es sich als notwendig, zu Mitteln, welche den Kern töten oder überhaupt stark auf denselben einwirken, zu greifen.

Wenn es sich bei solcher Untersuchung mit Hilfe von Reagentien erweisen sollte, daß der sichtbare ganze Kern tatsächlich aus zwei Kernen besteht, so ist es in diesen Fällen vollkommen richtig, daß später nur eine Trennung und ein Auseinanderrücken zweier aneinandergepreßter Kerne, nicht aber eine direkte Teilung eines ganzen Kerns stattfinden würde.

Viele Kerne aber werden sich auch bei der Einwirkung der Reagentien als tatsächlich ganze erweisen. In diesen Fällen ist die theoretische Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß irgend welche von diesen ganzen Kernen sich bald in zwei durch direkte Teilung teilen würden. Doch ist der Weg zur Auflösung dieses Problems infolge der Fixierung der fraglichen Kerne oder der starken Einwirkung auf dieselben vernichtet.

Auf diese Weise ist die tatsächliche Lösung des Problems nur in dem Falle möglich, wenn ein Mittel gefunden wäre, an lebendigen, durchaus unbeschädigten Kernen sich mit zweifelloser Sicherheit zu überzeugen, ob der Kern tatsächlich ein ganzer ist oder aus zwei aneinander gepreßten Kernen besteht. Dann könnte man, indem man das fernere Schicksal solcher Kerne verfolgen würde, aufklären, ob eine direkte Teilung stattfinden kann oder ob diese Erscheinung nicht existiert.

Vielleicht würde der Aufklärung der Sache die Erforschung des Baues dieser zweifelhaften Kerne helfen. Bei meinen Untersuchungen fiel es auf, daß die Masse der Kerne, an welchen

[1] van Wisselingh, C., (l. c. p. 239).

[2] Ich selbst gedenke nicht, mich mit einer solchen Untersuchung zu beschäftigen.

anscheinend später eine direkte Teilung stattfand, aufgelockert (nicht homogen nach ihrer Dicke) war, die Masse aber der zwei Kerne, welche sich bei dieser Teilung bildeten, schon ein normales Aussehen hatte.

Die großen einfachen Kerne erzeugen gewöhnlich eine zahlreiche, aus eben solchen Kernen bestehende Nachkommenschaft (Taf. III, Fig. 2; Taf. IV, Fig. 17, 20). Diese Nachkommenschaft ist fähig, lange Zeit zu leben und sich zu vermehren sowie ungünstige Lebensbedingungen zu überleben, wie z. B. bei winterlichen Kulturen. Der Diameter der Nachkommenkerne bei den Arten mit ellipsoidaler Form des Kerns ist etwas größer, die Dicke aber etwas kleiner, als bei ihrem gemeinsamen Mutterkern: es findet eine gewisse Ausdehnung der Kerne in radialer Richtung statt[1]). Das nämliche findet statt auch in den Nukleolen dieser Kerne. Die beträchtlichere Größe der Kerne erhält sich in der Nachkommenschaft; nicht ein einziges Mal, sogar nach einer großen Reihe aufeinanderfolgender Teilungen, beobachtete ich irgend welche deutlich ausgedrückte Verringerung der Größe der Nachkommenkerne, d. h. eine Reduktion ihrer Masse; eine solche Reduktion kann man überhaupt für unwahrscheinlich halten.

Die Vergrößerung der Dimensionen der Kerne, wie auch überhaupt die Vergrößerung des relativen Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle führt für die Zelle nach sich: 1. eine gewisse Verspätung der Teilung, 2. ein mehr oder weniger beträchtliches Dickenwachstum, 3. eine temporäre Verstärkung des allgemeinen Wachstums bei günstigen Bedingungen, 4. eine Vergrößerung der Dimensionen. Das allgemeine Aussehen der Zellen, welche Kerne von primärer Vergrößerung enthalten, kann ein vollkommen befriedigendes sein.

Es kommt vor, daß die einen großen, einfachen Kern enthaltenden Zellen, ähnlich den gewöhnlichen einkernigen Zellen, sich simultan in drei Teile teilen. Dabei teilt sich der Kern in zwei, es legen sich aber simultan zwei Querscheidewände an, symmetrisch, in annähernd gleichen, obgleich in verschiedenen Fällen in verschiedenen Entfernungen von den Zellenden. Die Scheidewände können voll oder in mehr oder weniger starkem Grad unvollkommen entwickelt sein. Als Endresultat einer solchen Teilung erhält man aus einer Mutterzelle gewöhnlich drei Tochterzellen (oder Kammern): 1. eine mittlere, kernlose, 2. zwei laterale Kammern (oder Zellen), jede mit einem großen einfachen Kern. Fälle einer Teilung einkerniger Zellen von *Spirogyra* simultan in drei Teile hat unlängst auch Wisselingh beobachtet und beschrieben[2]).

Oben ist darauf hingewiesen worden, daß die Nachkommen der großen ellipsiodalen Kerne sich in radialer Richtung etwas

[1]) Die Aufklärung der Ursachen einer solchen Ausdehnung kann als ein Problem für eine ausführlichere Untersuchung dienen.

[2]) van Wisselingh, C., l. c.

ausdehnen. Gewöhnlich geht diese Ausdehnung annähernd gleich in allen Radien vor sich, in einigen Fällen jedoch vorzüglich in irgend einer einzigen Richtung. Der letztere Fall kann zum Zerfall des Kerns in zwei Kerne führen; man erhält Zellen, welche statt eines großen einfachen Kernes je zwei annähernd gleiche Kerne von gewöhnlicher Größe, jeder mit seinem Nucleolus enthalten (Taf. III, Fig. 6, 7). Diese Kerne lagern sich regelmäßig einander gegenüber[1]; die sie enthaltenden Zellen haben ein normales allgemeines Aussehen, sind fähig, sich zu teilen und eine ganze Reihe eben solcher zweikerniger Zellen zu liefern. Die Erscheinung des Zerfalls selbst ist von mir ausführlich nicht verfolgt worden. Ein fernerer Zerfall der Kerne in kleinere findet gewöhnlich nicht statt.

Ebenso, wenn man einen sich teilenden großen, einfachen Kern der Abkühlung oder Anästhesierung unterwirft, ist manchmal, statt zwei großer Tochterkerne, die Bildung von vier Kernen von annähernd gewöhnlicher Größe, zu zwei in jeder Tochterzelle, oder einer noch größeren Anzahl von Tochterkernen von einer geringeren Größe, als die normale, möglich. Auch in diesem Falle können die zweikernigen Zellen eine ganze Reihe eben solcher Zellen mit regelmäßiger Anordnung der Kerne bilden.

Wisselingh[2] beobachtete ebenfalls bei *Spirogyra triformis* n. sp. und bei *Spirogyra setiformis* (Roth.) Kg. je einen vergrößerten Kern enthaltende Zellen. Diese Kerne bildeten sich entweder zufällig in der Natur, oder sie waren von ihm auf künstlichem Wege nach der Einwirkung des Chloralhydrats auf die Zelle erhalten worden. Manche von diesen großen Kernen hatten eine normale Form, die anderen aber entsprachen nach ihrer Form den zusammengesetzten Kernen. Die Zahl der Chromosomen erwies sich in solchen Fällen als verdoppelt, nämlich 12 Chromosomen statt der normalen Zahl 6[3].

Doppelwertige Kerne mit einem Nucleolus oder mit einer größeren Zahl von Nukleolen wurden unlängst auch von Němec[4] in den der Einwirkung von Benzoldämpfen, Kupfersulfat, Chloralhydrat unterworfenen Geweben der Wurzeln von *Pisum sativum*, *Vicia Faba* und *Allium Cepa* erhalten. Die Form solcher vergrößerten Kerne war eine normale oder eine mehr oder weniger

---

[1] Die Entgegenstellung der Kerne in den zweikernigen Zellen von *Spirogyra* ist von Wisselingh bestätigt worden (l. c.). Die Verschmelzung der Kerne, welche sich schon geformt haben, ist von diesem Forscher nicht gezeigt worden.

[2] van Wisselingh, C., l. c.

[3] l. c. p. 233, 234.

[4] Němec, B., Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, I. bis III. Mitteilungen. (Sitzungsberichte der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag. 1903.)

—, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. (Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. XXXIX. Heft 4. Leipzig 1904.)

komplizierte[1]). Die Zahl der Chromosomen in ihnen ist doppelt größer, als die Norm, so z. B. bei *Pisum sativum* 28 Chromosomen statt der normalen Zahl 14. Die Bildung dieser Kerne ist nach der Erklärung des genannten Autors eine zweifache: 1. unter der Einwirkung der chemischen Agentien verwandelt sich der sich teilende Kern unmittelbar in einen vergrößerten Kern; 2. bei unvollständiger Entwickelung oder vollständiger Nichtentwickelung der Querscheidewand und glücklichem Beschluß der Teilung der Kerne selbst in der Mutterzelle finden sich zwei Kerne, welche nachher zusammenfließen und im Resultat einen doppelwertigen Kern geben können.

Ring-, halbring-, sanduhrförmige Kerne konstatierte auch Blažek[2]) in den Wurzelspitzen von *Pisum sativum* nach der Einwirkung von Benzoldämpfen.

Abnormal große Kerne wurden noch früher von Wasielewski[3]) in den chloralisierten Wurzeln von *Vicia Faba* beobachtet.

Die Bildung vergrößerter einfacher oder nach ihrer Form zusammengesetzter Kerne in den Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba* ist ebenfalls unter der Einwirkung des Steigens und des Fallens der Temperatur möglich[4]).

Die Figuren 10, 31, 35, 38 der neuerdings erschienenen Arbeit Sablins[5]) bezeichnen entweder Kerne in Stadien direkter Teilung oder vergrößerte Kerne in den der Einwirkung von Äther, Chininsulfat oder Kälte unterworfenen Wurzeln von *Vicia Faba.*

## II. Sekundäre Vergrößerung der Kerne oder des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle überhaupt.

Die sekundäre Vergrößerung der Kernmasse wird auf dieselbe Weise erreicht, wie die primäre Vergrößerung. Die sich teilende Zelle mit einem primär vergrößerten Kern kann, wenn sie der Einwirkung der Kälte unterworfen wird, eine eines Kerns vollkommen entbehrende Tochterzelle (oder Kammer) geben; in solchem Falle wird die andere Tochterzelle (oder Kammer) die ganze abermals vergrößerte Menge von Kernsub-

[1]) Hantel-, beutel-, sanduhrförmige, vielfach eingeschnürte Kerne.

[2]) Blažek, J., O vlivu benzolu na dělení buněk rostlinných. [Über den Einfluß der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung.] (Abhandlungen der böhmischen Akademie. II. Cl. Jgg. XI. Nr. 17. Prag 1902. Referat von B. Němec in Bot. Zentralblatt. 1902. N. 46.)

[3]) v. Wasielewski, Waldemar, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. I. Abschnitt. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII. 1903.)

[4]) Schrammen, F. R., Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba.* Inauguraldissertation. Bonn 1902.

[5]) Sablin, W. K., Wirkung der äußeren Bedingungen auf die Teilung der Kerne in den Wurzeln von *Vicia Faba.* (Russisch.) (Travaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg. Vol. XXXIII. Section de Botanique. 1903.)

stanz enthalten: 1. entweder in der Form von zwei Kernen, von welchen jeder dem Mutterkern gleich und annähernd doppelt so groß als der normale Kern ist, 2. oder in der Form eines sekundär vergrößerten, einfachen oder zusammengesetzten Kerns, welcher annähernd doppelt so groß als der Mutterkern und viermal größer als die Norm ist.

Experimente solcher Art wurden von mir in den Jahren 1894, 1895, 1897, 1898, 1899 und 1900 gemacht. Als Material dienten Fäden von *Spirogyra majuscula* (Ktz.) Hansg. (Taf. III, Fig. 1), *Spirogyra bellis* (Hassal) Cleve (Taf. IV, Fig. 19), *Spirogyra crassa* (Ktg.) Hansg. und *Spirogyra* species? Bei den Experimenten wurde in allen Fällen die Abkühlung angewandt.

Es wurden im allgemeinen übereinstimmende Resultate erhalten:

### A. Zellen mit einem sekundär vergrößerten Kern oder mit zwei primär vergrößerten Kernen. (Tab. I, II, IV—XII, XVIII—XXI.)

Bei ihrer Bildung haben die Zellen mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernsubstanz ein eben solches allgemeines Aussehen, wie die anderen Zellen des Fadens, und unterscheiden sich von den letzteren nur durch die Größe oder die Zahl der Kerne.

In den zweikernigen Zellen (Taf. III, Fig. 8, 9, 10; Taf. IV, Fig. 24) lagern sich beide Kerne primärer Vergrößerung, ähnlich den zwei gewöhnlichen Kernen, streng regelmäßig einander gegenüber, in der zur Zellachse senkrechten oder zu derselben etwas schrägen Fläche.

Der sekundär vergrößerte Kern (Taf. III, Fig. 3, 4, 14, 15; Taf. IV, Fig. 18, 21, 22) nimmt die normale Lage annähernd im Zentrum der Zelle ein. Die Form des einfachen Kerns ist eine ebensolche, wie die überhaupt für die gegebene Art charakteristische. Im Kern liegen ein oder zwei und mehr Nucleolen; wenn ein einziger Nucleolus vorhanden ist, so unterscheidet sich derselbe durch seine größeren Dimensionen. Im Nucleolus ist es manchmal möglich, zartere Stellen oder Vakuolen mehr oder weniger deutlich an lebendigen Objekten zu bemerken.

Fälle sekundärer Vergrößerung der Kerne sind ebenfalls unlängst von Wisselingh bei *Spirogyra* beschrieben worden. Es kann nämlich die Teilung eines und desselben Kerns zweimal stehen bleiben, wobei dessen Masse jedesmal sich doppelt vergrößert. Auf diese Weise entstehen Kerne, welche annähernd viermal größer als die Norm geworden sind. Die Zahl der Chromosomen in ihnen ist ebenfalls viermal größer als in den gewöhnlichen: sie beträgt nämlich 24 Segmente statt 6[1]).

Die neue Vergrößerung der in einer Querfläche konzentrierten Kernmasse in den in Rede stehenden Zellen muß auch im ge-

[1]) van Wisselingh, C., l. c. p. 234.

gebenen Falle für die Zellen dieselben Folgen nach sich ziehen, wie auch in anderen ähnlichen Fällen. In der Tat geschieht es gerade so:

1. Es entsteht von neuem ein Wachstum der Zellen in die Dicke, wenn dasselbe vor dem Experiment im gegebenen Faden aufgehört hatte, oder dieses Wachstum verstärkt sich, wenn dasselbe vor dem Experiment noch fortdauerte. In verschiedenen Fällen ist dieses Wachstum bald stärker, bald schwächer[1].
2. Verspätet sich etwas die Teilung der Zellen und der Kerne. Auch diese Erscheinung ist in verschiedenen Fällen bald mehr, bald weniger deutlich.
3. Nimmt die allgemeine Größe der Zellen zu.

Die zwei Kerne primärer Vergrößerung enthaltenden Zellen können bei wiederholter Teilung eine ganze Reihe eben solcher Zellen bilden; nur (bei Arten mit ellipsoidalem Kern) dehnen sich die Kerne in tangentieller Richtung etwas aus und ihre Enden spitzen sich zu. In den Nukleolen bemerkt man zuweilen Vakuolen. Manchmal kann in den Nachkommenzellen ein Zerfall der Kerne stattfinden, und es bilden sich Zellen, welche schon je 3—4 Kerne enthalten. Beobachtungen an mehr entfernten Nachkommen von Zellen mit zwei primär vergrößerten Kernen wurden nicht gemacht.

Ein besonderes Interesse bietet das fernere Schicksal der Nachkommenschaft der sekundär vergrößerten Kerne dar. Bei der Verspätung der Teilung dehnt sich schon der ursprünglich ellipsoidale (bei den Arten, an welchen die Experimente gemacht wurden) Mutterkern in einer von den radialen Richtungen aus, und seine Enden können manchmal sich etwas in zwei Hälften teilen. Die Ausdehnung äußert sich noch stärker in den Nachkommenkernen. Die Kerne translozieren sich aus dem Lumen der Zelle in die Wandschicht des Protoplasmas und bekommen das Aussehen langer, schmaler, geschlängelter Bänder mit einem oder einer größeren Zahl von gewöhnlich vakuolisierten Nukleolen (Taf. III, Fig. 5; Taf. IV, Fig. 23). Eine solche Ausdehnung führt manchmal schon in der ersten Generation, gewöhnlich aber in einer von den nachfolgenden, die Kerne zum Zerfall in zwei oder eine größere Zahl von Fragmenten von gleicher oder ungleicher Größe (Taf. III, Fig. 11, 12, 13: Taf. IV, Fig. 25, 26, 27, 28, 29). In verschiedenen Nachkommenzellen einer und derselben ursprünglichen Mutterzelle tritt der Zerfall der Kerne

[1]) Der Grad der Intensität des allgemeinen Wachstums der Zellen mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernmasse in der ersten Zeit ihrer Existenz wurde im gegebenen Falle nicht bestimmt, da 1. es unmöglich war, eine vollkommen genaue Berechnung der Vergrößerung der Dimensionen der Zellen infolge der ungenügend regelmäßigen aufgetriebenen Form derselben zur Zeit ihres Dickenwachstums zu machen; 2. nach der Wesenheit der Sache kann die Verstärkung des allgemeinen Wachstums der Zellen nur eine temporäre Erscheinung sein, die schließlich keine Bedeutung hat.

manchmal nicht gleichzeitig ein; z. B. von 16 Nachkommenzellen erwiesen sich 1. in 8 je ein ganzer, mehr oder weniger stark ausgezogener Kern; 2. in 4 je 2 einzelne Kerne; ein Teil dieser Kerne war ziemlich stark ausgezogen; 3. in 4 je mehrere kleine Kerne.

Im Endresultat gibt es in dem Zelllumen keine Kerne, in der Wandschicht des Protoplasmas aber liegen flache Stücke von Kernen mit Nukleolen[1]). Diese Fragmente sind schwach lichtbrechend, und im lebendigen Zustand sind ihre Umrisse schlecht bemerkbar; deutlicher treten die Nukleolen hervor. Die Anordnung der Fragmente kann eine unregelmäßige sein[2]).

Experimente einer sekundären Vergrößerung der Kerne wurden von mir in ziemlich großer Menge gemacht; doch kein einziges Mal gelang es mir, nicht nur ganze Fäden, sondern sogar längere Reihen von Zellen mit ganzen sekundär vergrößerten Kernen zu erhalten. In allen längere Zeit beobachteten Fällen fand ein Zerfall der Kerne statt. Es ist offenbar unmöglich, lebensfähige Kerne tertiärer Vergrößerung, d. h. solche, welche 8 mal gegen die Norm vergrößert sind, zu erhalten.

Der Zerfall der Kerne muß für einen pathologischen Prozeß, eine Degenerationserscheinung der Kerne, gehalten werden.

Welche Folgen erweisen sich für die Zellen im Resultat des Zerfalls der in ihnen enthaltenen Kerne?

Um die Zeit, wann nur der Anfang des Zerfalls der Kerne beobachtet wird, kann das allgemeine Aussehen der Zellen ein vollkommen befriedigendes sein. Später zeigen sich in den die Fragmente der Kerne enthaltenden Zellen schon Merkmale, welche auf einen unzweifelhaft pathologischen Zustand des Zellkörpers hinweisen: 1. bleibt das Dickenwachstum stehen; 2. wird das allgemeine Wachstum schwächer; 3. hört die Zellteilung auf; 4. belegen die Chlorophyllbänder in einigen Zellen fast die ganze Lateralfläche der Zellen, in den anderen sind sie undicht gelagert und schwächer gefärbt; in einigen Fällen erhält sich die regelmäßige Anordnung der Bänder, in anderen beobachtet man eine mehr oder weniger starke Zusammenschiebung; es kommt eine bald größere, bald geringere Anhäufung von Stärke vor; in der Nachkommenschaft einer und derselben Zelle können stärker und schwächer gefärbte Zellen, mit Stärkeanhäufung und ohne dieselbe, vorkommen.

Früh oder spät müssen die Zellen, deren Kerne zerfallen sind, absterben.

Also ist eine zu beträchtliche Größe der Kerne schädlich für dieselben und dadurch auch für die sie enthaltenden Zellen, und dieselbe muß bei gewöhnlichen Bedingungen im Endresultat zu deren gemeinsamem Untergang führen.

[1]) Die Normalität dieser Nukleolen ist nicht bestimmt worden.

[2]) Den Zerfall der Kerne und die Ursachen und den Mechanismus dieser Erscheinung detailliert zu erforschen, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.

## B. Kernlose Zellen und Kammern.
(Tab. V—XII, XVIII—XXI.)

Gleichzeitig mit einen sekundär vergrößerten Inhalt an Kernsubstanz besitzenden Zellen (oder Kammern) bilden sich andere Zellen (oder Kammern), welche kernlos sind. In der Mehrzahl der Fälle bilden sich dabei kernlose Kammern, nicht aber kernlose Zellen; als Ursache dient wahrscheinlich der Umstand, daß die Vollendung der sich anlegenden Querscheidewand bei den gegebenen Bedingungen infolge des größeren Diameters der Mutterzelle erschwert ist.

Die kernlosen Zellen und Kammern weisen auch im gegebenen Falle die für solche Zellen und Kammern charakteristischen Eigentümlichkeiten auf.

### a) Kernlose Zellen.

Die kernlosen Zellen erweisen sich als fähig, in die Länge zu wachsen, d. h. ihr Volumen zu vergrößern.[1] Dieses Wachstum ist verhältnismäßig sehr unbedeutend und wird mit der Zeit schwächer.[2]

Am Licht, bei Bedingungen der Assimilation von $CO_2$, geht eine mehr oder weniger bedeutende Stärkeanhäufung vor sich.

Beide Querscheidewände bleiben nicht flach, sondern krümmen sich — zuerst in der Richtung zu den benachbarten Zellen, später nach der umgekehrten Seite.

Die Färbung der Chlorophyllbänder wird mit der Zeit bleicher.

Bei denjenigen Arten, bei welchen um die Fäden herum eine Gallertscheide entwickelt ist, wird dieselbe nach Ablauf einer gewissen Zeit schwächer.

Bei den gewöhnlichen Kulturbedingungen sterben diese Zellen unvermeidlich ab; beim Eintreten des endgültigen Absterbens verkleinert sich das Volumen der Zelle.[3]

### b) Kernlose Kammern.

Das Wachstum der kernlosen Kammern ist stärker und länger dauernd, als dasjenige der kernlosen Zellen, jedoch schwächer, als bei den gewöhnlichen Zellen.

Die unvollständigen Querscheidewände, welche diese Kammern von den benachbarten trennen, krümmen sich mit dem Lauf der Existenz dieser Kammern nicht.

---

[1] Eine Ausnahme können Zellen bilden, welche bei ihrer Bildung selbst beschädigt wurden; sie wachsen nicht und sterben schnell ab.

[2] Es ist zu wünschen, daß eine ausführliche Untersuchung der Eigentümlichkeiten des Wachstums der kernlosen Zellen bei verschiedenen Existenzbedingungen gemacht werden möchte.

[3] Einmal hatte ich zufällig die Möglichkeit, ein interessantes Bild zu beobachten. In dem der Untersuchung unterworfenen Faden befand sich eine unlängst abgestorbene kernlose Zelle. Während der Beobachtung lief auf dem Faden eine Infusorie, *Oxytricha*, hin und her; wenn sie von der Oberfläche der kernlosen Zelle auf die benachbarten lebendigen Zellen geriet, kehrte sie sofort auf die kernlose Zelle zurück, als ob etwas sie anzöge.

Bei Assimilationsbedingungen von $CO_2$ beobachtet man eine Anhäufung von Stärke, welche jedoch gewöhnlich geringer ist, als bei ähnlichen Bedingungen in den kernlosen Zellen.

Die Färbung der Chlorophyllbänder wird nicht schwächer, sondern sie ist manchmal sogar greller, als in den gewöhnlichen Zellen.

Die Chlorophyllbänder behalten die regelmäßige, in der Längsrichtung der Kammer gleichmäßige Anordnung nicht bei, sondern schieben sich stark zur medianen Querfläche zusammen. Diese Erscheinung ist eine konstante und für die kernlosen Kammern besonders charakteristische. In einigen Fällen geht die Zusammenschiebung bis zur Bildung eines Knäuels oder Klümpchens aus Bändern im Zelllumen, aus welchen die Enden der Bänder hervorragen.[1])

Die Gallertscheide um die kernlosen Kammern herum ist später manchmal schärfer ausgedrückt, als um die gewöhnlichen Zellen; es ist, als würde dieselbe dichter.

Kernlose Zellen bei *Spirogyra* beobachtete und beschrieb neuerdings ebenfalls Wisselingh.[2])

Ein sehr interessantes Faktum konstatierte Němec bei seinen oben erwähnten Experimenten, nämlich die Möglichkeit einer Bildung kernloser Zellen in den Geweben von *Vicia Faba* u. a., welche der Einwirkung von Chloralhydrat unterworfen waren.[3]) Dieses Faktum ist besonders wichtig, weil die Anlage der Querscheidewand bei der Zellteilung bei den genannten Pflanzen nicht so vor sich geht, wie bei *Spirogyra*, sondern nach demjenigen Typus, welcher für die Mehrzahl der übrigen Pflanzenzellen und für die Tierzellen gewöhnlich ist. Dieses gibt Grund zur Hoffnung, daß auch bei anderen Pflanzen und bei den Tieren es sich möglich erweisen wird, kernlose Zellen vermittelst dieser oder jener Einwirkung auf die sich teilenden Zellen zu erhalten.

## Verkleinerung der Kerne.

Der Zellkern durchläuft bei der Karyokinese eine Reihe sukzessiver Umwandlungen; dabei bildet sich die zweite Hälfte des Prozesses wie eine Wiederholung ihrer ersten Hälfte, jedoch in der umgekehrten Stadienreihenfolge.

Daraus folgt schon a priori, daß die Resultate der Einwirkung irgend eines Agens auf Kerne, welche in verschiedenen Teilungsstadien begriffen sind, sogar bei gleicher, und um so mehr bei verschiedener Dauer und Intensität des Einflusses, verschieden, sogar gegensätzliche sein können.

Die Tatsachen rechtfertigen diesen Schluß. Einerseits kann nur eine Schwesterzelle einen einzigen, die ganze annähernd

[1]) Die Zusammenschiebung der Chlorophyllbänder in Abhängigkeit von der Anwesenheit des Kerns in der Nachbarkammer verdient eine ausführlichere und allseitigere Untersuchung.

[2]) van Wisselingh, C., l. c.

[3]) Němec, B., Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung.

doppelt vergrößerte, jedoch nicht geteilte Masse des Mutterkerns enthaltenden Kern besitzen. Anderseits bildet sich manchmal ein Paar Tochterzellen, von welchen jede statt eines normalen Kerns entweder zwei Kerne von einer geringeren Größe als die normale oder drei und mehr noch kleinere Kerne enthält.

Auf diese Weise entstehen im zweiten Falle Kerne, deren Größe annähernd zweimal, dreimal usw. kleiner als die Norm ist; sie wurden in meinen Experimenten sowohl nach der Abkühlung der teilenden Zellen, wie auch nach der Anästhesierung derselben mit Äther, Chloroform oder Chloralhydrat erhalten[1].

Die kleinen Kerne enthalten auch kleinere Nukleolen.[2]

Sehr selten kommt es vor, daß auch in der Schwesterzelle der kernlosen Zelle nicht zwei Kerne von normaler Größe, auch nicht ein vergrößerter Kern, sondern viele kleine Kerne sich befinden. Z. B. einmal enthielt die Schwesterzelle einer kernlosen Zelle bei *Spirogyra crassa* zehn kleine rundliche Kerne von einem Diameter von 7.5 $\mu$ — 9.5 $\mu$.

Kleine Kerne können auch bei der Wirkung der Abkühlung oder der Anästhesierung auf die sich teilenden Kerne in den zweikernigen Zellen, und auch bei zufälligem Zerfall der Kerne in solchen Zellen entstehen.

Neuerdings hat Wisselingh ebenfalls die Bildung von Zellen mit kleinen Kernen bei *Spirogyra* als das Resultat einer vorhergehenden Einwirkung von Chloralhydrat beschrieben.[3]

Die Möglichkeit des Zerfalls des sich teilenden Kerns nicht in zwei, sondern in eine größere Zahl kleiner Kerne unter der Einwirkung der Benzoldämpfe, der Kupfersulfatlösung oder des Chloralhydrats wurde auch bei den höheren Pflanzen von Němec[4] und Blažek[5] bei ihren oben erwähnten Experimenten mit den Geweben der Wurzeln von *Pisum sativum* u. a. konstatiert. Nach der Deutung dieser Forscher der von ihnen an fixierten Objekten beobachteten Bilder fließen solche kleine Kerne später zusammen.

Meine Beobachtungen und Experimente an den von mir erhaltenen Zellen mit kleinen Kernen haben folgende Resultate geliefert:

### I. Zellen mit zwei Kernen von halber Größe.
(Tab. XIII—XVII.)

Das allgemeine äußere Aussehen der Zellen bei ihrer Bildung ist ein vollkommen normales.

---

[1]) Gerassimoff, J. J., Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1899. Nr. 2 u. 3, Fig. 25, 29.)
Die Entstehungsweise sowohl wie die Eigentümlichkeiten des Baues der kleinen Kerne und ihrer Nukleolen, z. B. die Zahl und die Größe der Chromosomen in ihnen, wurden von mir ausführlich nicht untersucht.

[2]) Die Normalität solcher Nukleolen ist nicht untersucht worden.

[3]) van Wisselingh, C., l. c.

[4]) Němec, B., l. c.

[5]) Blažek, J., l. c.

Die halbierten Kerne lagern sich, ähnlich den normalen, gewöhnlich regelmäßig, d. h. einander gegenüber in der Wandschicht des Protoplasmas oder in der Nähe derselben, auf den protoplasmatischen Fäden (Taf. IV, Fig. 30).

Bei der Kultur im zerstreuten Tageslicht und im farbigen Licht bei Bedingungen der Assimilation von $CO_2$ sind die Zellen fähig, sich zu teilen und eine ganze Reihe eben solcher Nachkommenzellen zu geben. Im Vergleich mit den gewöhnlichen Zellen derselben Fäden kommt ihre Teilung etwas seltener vor. In einigen Fällen teilten sie sich übrigens nicht und starben später ab.

Ein Dickenwachstum findet nicht statt. Das allgemeine Wachstum ist etwas geringer als bei den gewöhnlichen Zellen derselben Fäden, und wird mit der Zeit stets schwächer und schwächer.

In einigen Fällen findet in den Zellen eine Anhäufung von Stärke statt.

Die Gleichmäßigkeit der Verteilung der Chlorophyllbänder kann sich erhalten, doch können auch verschiedene Störungen dieser Regelmäßigkeit stattfinden.

Zwischen beiden halbierte Kerne enthaltenden Schwesterzellen kann ein Unterschied in der Kraft des Wachstums und in anderen Lebenserscheinungen existieren.

Länger dauernde Beobachtungen über die Nachkommenschaft der Zellen mit zwei Kernen halber Größe wurden nicht gemacht.

Bei der Kultur in der Dunkelheit bei Hungerbedingungen weisen diese Zellen dieselben Erscheinungen, welche überhaupt für die kernhaltigen Zellen charakteristisch sind, auf:

1. Wenn vor der Placierung in die Dunkelheit eine Anhäufung von Stärke existierte, so verschwindet dieselbe allmählich.
2. Degradieren die Chlorophyllbänder.
3. Kann die Regelmäßigkeit der Anordnung der Kerne bei stärkerer Erschöpfung der Zellen etwas gestört werden.
4. Nimmt die Masse des Protoplasmas sowohl wie der Kerne sichtbar ab.
5. Ist das allgemeine Wachstum der Zellen im Vergleich mit den gewöhnlichen Zellen derselben Fäden entweder schwächer oder gleich oder stärker. Das letztere findet in denjenigen Fällen statt, wenn die in Rede stehenden Zellen vor der Placierung in die Dunkelheit eine gewisse Anhäufung von Stärke und überhaupt von Vorratstoffen besaßen; auf Kosten dieser Vorräte ist auch ein längeres und stärkeres Wachstum möglich.
6. Findet eine Zellteilung gewöhnlich nicht statt.

### II. Zellen mit 3 und einer größeren Zahl kleiner Kerne.

(Tab. XIII, XIV.)

Auch diese Zellen haben bei ihrer Bildung ein normales äußeres Aussehen.

Die Kerne lagern sich gewöhnlich in der Wandschicht des Protoplasmas an der inneren Oberfläche der Chlorophyllbänderschicht: ihre Anordnung relativ zu einander ist nicht stets eine regelmäßige. Die Zahl und die Größe der Kerne ist in beiden Schwesterzellen entweder eine gleiche oder eine verschiedene. Von den größeren unter ihnen gehen deutlich sichtbare protoplasmatische Strömchen ab.

Sowohl bei Kultur im zerstreuten Tageslicht und im farbigen Licht wie auch in der Dunkelheit wachsen diese Zellen; doch ist ihr Wachstum schwächer, als bei den gewöhnlichen Zellen, und dasselbe wird mit dem Lauf der Zeit noch schwächer.

Eine Teilung derselben und ihrer Kerne wird gewöhnlich nicht beobachtet.

Mit der Zeit bemerkt man bei Lichtkultur eine Anhäufung von Stärke, welche auf eine Abnahme des Stoffwechsels hinweist.

Die Chlorophyllbänder behalten bald die Regelmäßigkeit der Anordnung bei, bald schieben sie sich mehr oder weniger stark zusammen.

Bei den gewöhnlichen Lebensbedingungen sind die Zellen dem früheren oder späteren Absterben geweiht.

Also zeigen die beobachteten Tatsachen, daß die Verkleinerung der Kerne sowohl wie ihre übermäßige Vergrößerung für dieselben schädlich ist und sie physiologisch schwach macht, — und zwar um so schwächer, je stärker die Verkleinerung ist.

## Theoretisches.

Die vorliegende Untersuchung zeigt mit Augenscheinlichkeit, daß eine zu bedeutende Vergrößerung und Verkleinerung der Zellkerne sowohl für dieselben wie auch für die sie enthaltenden Zellen schädlich ist.[1])

Was als das schädliche Moment bei zu bedeutender Veränderung der Größe der Kerne erscheint, kann nur eine fernere genauere und vielseitigere Untersuchung aufdecken. Einstweilen kann man in dieser Hinsicht nur einige Voraussetzungen machen.

### Vergrößerung der Kerne.

1. Vor allem kann man voraussetzen, daß die Abkühlung oder Anästhesierung des sich teilenden Mutterkerns, besonders wenn sie stark und langdauernd ist, eine gewisse, wenn auch temporäre Schwächung der physiologischen Kraft der vergrößerten Kerne, welche sich in solchen Fällen gebildet haben, nach sich führt.

Manchmal, besonders bei zu starker und langdauernder Abkühlung oder Anästhesierung, bilden sich in der Tat obgleich vergrößerte, doch unzweifelhaft bei ihrer Bildung selbst krank-

---

[1]) Diese Tatsache macht begreiflich, daß die Schwankungen der Größe der Kerne in der Natur gewisse, wenn auch ziemlich weite Grenzen nicht überschreiten.

hafte Kerne. Die Zellen, in welchen solche Kerne sich befinden, nähern sich nach ihren Lebenserscheinungen den kernlosen Zellen. Gewöhnlich aber unterscheiden sich die primär und sekundär vergrößerten Kerne bei ihrer Bildung auch durch eine größere Kraft. Das sieht man deutlich an dem Dickenwachstum der sie enthaltenden Zellen. Man kann voraussetzen, daß auch in diesen Fällen die Kernsubstanz relativ etwas geschwächt ist, wenigstens in der ersten Zeit; doch muß diese Schwächung jedenfalls nicht bedeutend sein, und sie wird offenbar durch die größere Kraft der Kerne, welche durch ihre größere Masse bedingt wird, überwogen.

2. Wenn der Kern vergrößert, seine Form aber nicht wesentlich verändert ist, vermindert sich das Verhältnis der Größe seiner Oberfläche zur Größe seines Volumens. Das nämliche ist richtig auch für den in diesem Kern enthaltenen vergrößerten Nucleolus, wenn derselbe in der Einzahl vorhanden ist; außerdem liegt der Nucleolus in der Masse des Kerns tiefer als in den gewöhnlichen Kernen, d. h. er ist von der Oberfläche des Kerns weiter entfernt.

Das innere Leben des Kerns selbst und der wechselseitige Stoff- und Energiewechsel zwischen dem Kern als Ganzem und den übrigen Bestandteilen der Zelle sowohl wie der äußeren Mitte, bleiben bis jetzt faktisch fast vollständig unbekannt. Und deswegen ist es einstweilen unmöglich, genau über die Bedeutung der relativen Vergrößerung oder Verkleinerung der Oberfläche der Kerne für ihr Leben zu urteilen. Doch kann man es nach Analogie mit anderen ähnlichen Fällen für wahrscheinlich halten, daß man eine übermäßige Verkleinerung der relativen Größe der Oberfläche der Kerne für einen ungünstigen Faktor halten muß.

3. Im primär vergrößerten Kern ist die Zahl der Chromosomen verdoppelt, im sekundär vergrößerten Kern — vervierfacht.

Die Zahl der Chromosomen im Kern einer jeden Art unterscheidet sich überhaupt durch ihre Konstanz. Augenscheinlich hat dieses Faktum irgend welche wichtige Bedeutung, und eine zu große Abweichung von der typischen Zahl der Chromosomen ist schwerlich fähig, die relative Kraft der Kerne zu vergrößern.

4. Die Zellen mit primär und sekundär vergrößerten Kernen bilden sich aus sich teilenden Mutterzellen bei der Bedingung einer vollkommenen Kernlosigkeit der anderen Tochterzellen. Deswegen ist in den Zellen mit vergrößerten Kernen bei ihrer Bildung ein relativer Überfluß von Kernsubstanz im Verhältnis zu den übrigen Bestandteilen der Zelle, oder, umgekehrt, von einem anderen Standpunkt, ein relativer Mangel der übrigen Bestandteile der Zelle im Verhältnis zu der Masse der Kerne vorhanden.

Diese Störung der normalen quantitativen Korrelation zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle infolge der

Verspätung der Kernteilung[1]) gleicht sich später wieder aus und muß deswegen im Endresultat keine ernste Bedeutung haben.

5. Die Vergrößerung der Kerne führt das Dickenwachstum der Zellen nach sich. Im Resultat vermindert sich die Relation der Größe der lateralen Zelloberfläche zur Größe des Zellvolumens.

Eine solche Veränderung des Baues muß man für unvorteilhaft für die Zelle und für den Kern halten, da der ganze Verkehr des Zellkörpers mit der Außenwelt durch die laterale Oberfläche vor sich geht.

6. Die ganze vergrößerte Kernmasse ist in einem Punkt, im Zentrum der Zelle, konzentriert.

Es gibt keinen Grund, diese Tatsache für günstig für die Zelle zu halten. Doch ist es schwierig, zur Jetztzeit zu entscheiden, ob man dieselbe für indifferent oder für der Zelle ungünstig halten muß.

## Verkleinerung der Kerne.

1. Man kann voraussetzen, daß die Abkühlung oder Anästhesierung des sich teilenden Kerns, welche zur Bildung mehrerer kleiner Tochterkerne führt, einen ungünstigen Einfluß auf die Masse des Kerns selbst ausübt und dieselbe infolgedessen physiologisch schwächer macht.

Ob das tatsächlich so ist oder nicht — bleibt unbekannt. Man kann nur zugeben, daß sogar derselbe Einfluß eine mehr oder weniger ungünstige Einwirkung auf die Kernmasse ausübt, je nach dem Stadium, in welchem der Kern zur Zeit des Experiments sich befand. Das kann später sich aufklären, wenn der physiologische Unterschied zwischen verschiedenen Teilungsstadien genau bekannt sein wird.

2. Bei der Verkleinerung der Kerne vergrößert sich die relative Größe ihrer Oberfläche. In den verkleinerten Kernen besitzen auch die kleinen Nukleolen eine relativ vergrößerte Oberfläche.

Diese oder jene Bedeutung dieser Eigentümlichkeit des Baues für das Leben der Kerne bleibt mit Genauigkeit unbekannt.

3. Die Zahl und die Größe der Chromosomen in den Kernen von geringerer Größe sind nicht untersucht. Es ist wahrscheinlich, daß die Zahl der Chromosomen der Verkleinerung der Größe der Kerne selbst proportional abgenommen hat.

Wenn das tatsächlich so ist, so ist es möglich, infolge der Konstanz der Zahl der Chromosomen in den normalen Kernen, anzunehmen, daß eine solche zu starke Abweichung von der Norm sich als ungünstig für die Kerne erweist, besonders wenn man zugibt, daß jedes Chromosom sich durch spezifische physiologische Eigenschaften auszeichnet.

[1]) Das Faktum der Verspätung der Teilung bei einem Überfluß an Kernsubstanz und der öfteren Wiederholung der Teilung bei der Mangelhaftigkeit dieser Substanz bietet ein großes Interesse dar. Diese Erscheinung muß später vollkommen aufgeklärt werden, wenn das Verhältnis zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle genau bekannt sein wird.

4. In den Zellen mit kleinen Kernen existiert gewöhnlich weder ein Überfluß noch ein Mangel an Kernsubstanz. Die Summe der Massen aller kleinen Kerne in jeder Zelle muß annähernd der Masse eines gewöhnlichen Kerns gleich sein; nur ist diese Masse in zwei oder mehr Teile geteilt, welche in der Wandschicht des Protoplasmas oder in deren Nähe liegen.

Eine solche gleichmäßigere Verteilung der Kernmasse in der Zelle muß man überhaupt für vorteilhafter halten, da infolge derselben die wechselseitige Korrelation zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle erleichtert wird. Doch ist in der typisch einkernigen *Spirogyra*zelle der Bau und das Funktionieren des Zellkörpers in solchem Grad der Anwesenheit eines Kerns im Zentrum der Zelle angepaßt, daß eine zu bedeutende Zerstückelung der Kernmasse sich schon als unvorteilhaft erweist.

Vielleicht wird es sich später bei gründlicherer Kenntnis der Physiologie des Zellkerns erweisen, daß in den in Rede stehenden Fällen der Vergrößerung und der Verkleinerung der Kerne auch irgend welche andere Seiten oder Details der Erscheinung, welche zur Jetztzeit der Aufmerksamkeit entgehen oder unbekannt bleiben, eine mehr oder weniger wesentliche Bedeutung haben.

---

Eine übermäßige Vergrößerung der Kerne ist für dieselben unzweifelhaft schädlich; deswegen mußte in den existierenden Organismen der Tiere und der Pflanzen unvermeidlich eine solche Anpassung sich ausarbeiten, welche ihre Kerne vor einer übermäßigen Vergrößerung in jenen Fällen, wo ihnen eine solche Gefahr droht, bewahren sollte.

Gerade ein solcher Fall kann beim sexualen Prozeß und überhaupt bei Kopulationserscheinungen vorkommen. Dieser Prozeß charakterisiert sich durch das Verschmelzen der Kerne der kopulierenden Zellen. Wenn die verschmelzenden Kerne vor dem sexualen Prozeß sich nicht verändern und die Kerne, Produkte der Verschmelzung, später ebenfalls keine entsprechenden Veränderungen erleiden würden, so würden sich bei der Kopulation Zellen mit Kernen von doppelter Größe bilden. Dann wären folglich in der neuen Generation des gegebenen Organismus die Kerne im Vergleich mit der vorhergehenden Generation annähernd doppelt vergrößert. Und in jeder folgenden Generation überhaupt würde abermals eine neue Vergrößerung der Kerne stattfinden.

In Wirklichkeit beobachtet man, daß in den Zellen, welche später kopulieren werden, die Kerne eine sogenannte Reduktionsteilung erleiden: bei diesem Prozeß verkleinert sich die Zahl der Chromosomen und überhaupt die Menge der Kernsubstanz doppelt; deswegen enthalten die Zellen, das Produkt der Kopulation, wiederum Kerne mit einer normalen Menge von Kernsubstanz und einer normalen Zahl von Chromosomen. In

anderen Fällen bemerkt man vor der Kopulation keine Veränderung in den Kernen, dafür aber erleiden die bei der Kopulation entstandenen Kerne später eine solche Teilung, bei welcher ein Teil der Kernmasse sich abtrennt und umkommt; die nachbleibende Kernmasse gleicht sich auf diese Weise annähernd wieder mit der Norm aus.

Auf diese Weise kann man es für wahrscheinlich halten, daß der Reduktionsprozeß der Chromosomen und überhaupt der Kernmasse sowohl wie die demselben analogen Erscheinungen die Bedeutung eines Mechanismus haben, welcher eine zu bedeutende Vergrößerung der Kerne, die für dieselben und für ihre Zellen verderblich ist, nicht zuläßt. In dieser Erscheinung können freilich auch irgend welche andere Momente eine Bedeutung haben.

Die oben genannten Experimente von Němec[1]) haben gezeigt, daß nach der Chloralisierung in den Geweben der Wurzeln von *Pisum sativum* u. a. sich Zellen finden können, deren Kerne doppelwertig, mit einer verdoppelten Anzahl von Chromosomen versehen sind. Später, nach den Beobachtungen dieses Autors, enthalten die Nachkommen solcher Kerne schon eine normale Zahl von Chromosomen, doch ist die Größe dieser Chromosomen anscheinend doppelt gegen die Norm vergrößert, und die totale Menge der Kernsubstanz bleibt ebenfalls vergrößert.[2]) Diesen Fall kann man folglich als eine Reduktion der Zahl der Chromosomen, nicht aber als eine Reduktion der Chromatinmasse betrachten; vielleicht fand in den in Rede stehenden Kernen nur eine paarweise Verschmelzung der Chromosomen statt?

Die Reduktion der Masse selbst in den vegetativen Kernen findet, wenigstens bei *Spirogyra*, nicht statt. Die Nachkommen der vergrößerten Kerne behalten die beträchtlichere Größe bei. Die Nachkommen der übermäßig vergrößerten Kerne kommen um, sind aber unfähig, die normalen Dimensionen wiederherzustellen.

---

[1]) Němec, B., l. c.

[2]) Němec, B., Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. „42 Stunden nach dem Auswaschen gibt es in den Wurzelspitzen keine zweikernigen Zellen mehr. Die langen Zellen sind in großer Anzahl vorhanden, in ihnen gibt es meist Figuren mit einer doppelten Chromosomenzahl (28). Auffallend waren jedoch einige lange Zellen, die eine Figur mit 14 Chromosomen besaßen; diese Chromosomen waren meist dick (Fig. 156, 157), etwas länger als sonst; es schien mir in einigen Fällen, daß jede Chromatinschleife eigentlich aus vier Chromosomen während des Äquatorialstadiums bestehe. Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden. Soviel war jedoch sicher, daß derartige Figuren etwa 14 Chromosomen besaßen, wogegen lange Zellen sonst regelmäßig deren 28 zeigten. Auch hier scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden hat". pag. 698, 699.

# Resultate.

1. Die primär, d. h. annähernd doppelt gegen die Norm vergrößerten, Kerne sind fähig, eine zahlreiche lebensfähige, aus großen Kernen bestehende Nachkommenschaft zu erzeugen. Eine irgendwie deutlich ausgedrückte Reduktion der Kernmasse wurde sogar bei entfernten Nachkommen nicht beobachtet. Manche von den Nachkommenkernen, welche in irgend welcher Richtung zu sehr verlängert sind. zerfallen zuweilen nachher in zwei einzelne Kerne.

2. Der sekundär vergrößerte Inhalt an der in einer medianen Querfläche konzentrierten Kernsubstanz in der Zelle führt die entsprechenden Folgen nach sich. nämlich, ein Dickenwachstum der Zellen. eine Verspätung der Teilung, eine Vergrößerung der allgemeinen Dimensionen der Zellen.

3. Die sekundär. d. h. vierfach gegen die Norm vergrößerten, Kerne dehnen sich schon in der ersten Generation oder in einer der folgenden stets in irgend einer Richtung aus und zerfallen nachher zuerst gewöhnlich in zwei, später aber in eine größere Zahl von Fragmenten. Ungeachtet der ziemlich großen Zahl von Experimenten, ist es kein einziges Mal gelungen. nicht nur ganze Fäden, sondern sogar längere Reihen von Zellen mit ganzen sekundär vergrößerten Kernen zu erhalten. Lebensfähige Kerne von tertiärer Vergrößerung zu erhalten, ist offenbar schon vollkommen unmöglich.

Auf diese Weise ist es zwar möglich, die Dimensionen der Kerne zu vergrößern. jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze. Eine übermäßig bedeutende Vergrößerung der Kerne ist für dieselben schädlich und führt zu ihrem Untergang.

4. Der Zerfall der Kerne führt einen allgemeinen pathologischen Zustand des Zellkörpers nach sich.

5. Die halbierten Kerne, d. h. die annähernd um die Hälfte gegen die Norm verkleinerten, Kerne können sich vermehren und eine lebensfähige Nachkommenschaft erzeugen.

6. Die drei- und mehrfach gegen die Norm verkleinerten Kerne zeichnen sich schon durch eine offenbare physiologische Schwachheit und Kränklichkeit aus und sind anscheinend nicht fähig, sich zu vermehren.

Folglich ist die Verkleinerung der Dimensionen der Kerne nur bis zu einer gewissen Grenze möglich. Eine übermäßige Verkleinerung sowie auch eine übermäßige Vergrößerung ist für die Kerne schädlich.

7. Die physiologische Schwäche der kleinen Kerne ruft einen offenbar schwachen und krankhaften Zustand der sie enthaltenden Zellen hervor.

8. In den zweikernigen Zellen lagern sich sowohl die gewöhnlichen wie auch die doppelten und halbierten Kerne streng regelmäßig. d. h. einander gegenüber. Es finden keine Annäherungen und noch weniger Verschmelzungen statt.

Die physiologisch schwachen und kränklichen kleinen Kerne lagern sich nicht so streng regelmäßig. Doch auch bei ihnen wurden keine Verschmelzungen beobachtet.

9. Die Erscheinungen an den kernlosen, von dickeren, einen großen Kern besitzenden Mutterzellen abstammenden Zellen und Kammern sind dieselben, wie in den kernlosen Zellen und Kammern, welche von den gewöhnlichen Zellen abstammen.

In den kernlosen Zellen geht vor sich:

a) Eine mehr oder weniger bedeutende Anhäufung von Stärke am Licht unter den Bedingungen für die Assimilation von $CO_2$.
b) Ein unzweifelhaftes, jedoch verhältnismäßig unbedeutendes und später noch schwächer werdendes allgemeines Wachstum, d. h. eine Vergrößerung des Volumens.
c) Eine Krümmung beider Querscheidewände, gewöhnlich zuerst nach der Seite der Nachbarzellen, später aber, beim Absterben, nach der Seite der kernlosen Zelle selbst.
d) Eine Abnahme des Volumens beim Eintreten des endgültigen Absterbens.
e) Ein Erblassen der Färbung der Chlorophyllbänder im Lauf der Zeit.
f) Eine Schwächung der Entwickelung der Gallertscheide.
g) Ein bei den gewöhnlichen Bedingungen unvermeidliches Absterben.

In den kernlosen Kammern geht vor sich:

a) Ein stärkeres und länger dauerndes Wachstum als in den kernlosen Zellen, jedoch ein weniger starkes als in den kernhaltigen Zellen.
b) Eine Anhäufung von Stärke unter den Bedingungen für die Assimilation von $CO_2$, jedoch eine geringere als in den kernlosen Zellen.
c) Ein Ausbleiben der Krümmung der Querscheidewand, welche die kernlose Kammer von der benachbarten kernhaltigen Kammer trennt.
d) Ein Beibehalten der Färbung der Chlorophyllbänder, möglicherweise sogar eine Verstärkung dieser Färbung.
e) Eine mehr oder weniger starke Zusammenschiebung der Chlorophyllbänder zur medianen Querfläche.
f) Eine schärfer ausgeprägte Entwickelung der Gallertscheide im Lauf der Zeit.

10. Die Reduktion der Chromosomen und die Reduktion der Kernmasse überhaupt, sowohl wie die denselben analogen Erscheinungen, haben wahrscheinlich die Bedeutung einer Anpassung, welche die Kerne einer jeden neuen Generation vor einer zu bedeutenden, für sie verderblichen Vergrößerung bewahrt. Es ist möglich, daß für diese Erscheinung auch noch irgend welche andere Momente eine Bedeutung haben.

Mai 1904. Moskau. Laboratorium des botanischen Universitäts-Gartens.

## Erklärung zu den Zahlentabellen.

1. Die Tabellen I—IV zeigen die Zunahme der Dimensionen der Kerne bei deren primärer und sekundärer Vergrößerung.

Der Kern der Arten *Spirogyra majuscula, Spirogyra bellis, Spirogyra crassa* hat annähernd die Form eines Rotationsellipsoids um die kleine Achse. Der Diameter des Kerns wurde in der zur Zellachse senkrechten Richtung, die Dicke des Kerns aber in der zu der Achse parallelen Richtung gemessen.

Der Kern einer nicht genauer bestimmten Art *Spirogyra species* besitzt eine rundliche Form. Er wurde in den Richtungen des größten und des geringsten Durchmessers gemessen.

2. Tabellen des Längenwachstums und der Teilung der Zellen V—XXI.

Die horizontalen Zahlenreihen zeigen die Größen der Zellenlängen in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden liegen.

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände und die Grenzen zwischen den Zellen und Kammern.

Für die kernlosen Zellen sind zwei Längengrößen angezeigt: 1. die erste ist die Länge des zylindrischen Teils der Zelle längs der lateralen Oberfläche, 2. die zweite (in Klammern) ist die Länge der Zelle in der Achse, d. h. die erste Länge $\pm$ die Summe der Höhen der beiden finalen Auftreibungen.

Das an der Stelle einer Zelle gestellte Zeichen × bedeutet, daß die gegebene Zelle schon abgestorben ist. Das Zeichen I bedeutet, daß die Zelle abgestorben und ihr Lumen von beiden in dieselbe eingedrungenen Nachbarzellen eingenommen worden ist.

Die Zahlen 1., 2., 3. etc. zeigen die Zeitordnung der Beobachtungen.

L. = Länge der Zellen.

Die Längendifferenz zwischen den kernlosen Zellen (oder Kammern) und ihren Schwesterzellen (oder Kammern) während der ersten Messung erweist sich in verschiedenen Tabellen als verschieden. Dieses erklärt sich dadurch, daß der Zeitraum zwischen der Bildung der gegebenen Zellenpaare (oder Kammernpaare) nach dem Experiment und der ersten Messung ein verschiedener gewesen ist. Es versteht sich, daß je schneller nach der Beendigung des Experiments die erste Messung vollbracht worden war, um so geringer die Differenz zwischen den Größen beider Schwesterzellen sein muß.

3. Tabellen des Dickenwachstums der Zellen V—XII, XVIII—XXI.

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände zwischen den Zellen.

Die in den horizontalen Reihen zwischen den vertikalen Linien stehenden Zahlen zeigen die Dicke jeder in der Mitte gemessenen Zelle, in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden gelagert sind.

Die unter den vertikalen Linien stehenden Zahlen bedeuten die Größe des Diameters der Querscheidewände.

D. = Dicke der Zellen.

Wenn für die Dicke der Zelle nur eine Größe angezeigt ist, so bedeutet dieselbe die Dicke der Zelle annähernd in der Mitte, in der Kernregion. Wenn die Zelle in die Dicke wächst, so wird ihre Dicke an den Enden eine andere sein, als in der Mitte.

Die Dicke der Schwesterzellen in der Mitte gleich nach ihrer Bildung kann sich geringer erweisen, als die Dicke ihrer Mutterzelle in der Mitte.

4. Tabellen des relativen Wachstums der Zellen XIII—XVII.

Die Zahlen des relativen Wachstums der Zellen einzeln für jeden Zeitraum zeigen, wie viel Mal jede während der ersten Beobachtung gemessene Zelle im Zeitraum zwischen jeden zwei Messungen größer oder kleiner geworden ist. Die Zahlen, größer als eine 1, bezeichnen, daß die Größe der Zelle gewachsen ist; die Zahlen kleiner, als eine 1, bedeuten, daß dieselbe kleiner geworden ist.

Bei der Nachzählung wurde die Nachkommenschaft jeder während der ersten Beobachtung gemessenen Zelle für eine Zelle gerechnet.

Für die kernlosen Zellen wurde das relative Wachstum nur des mittleren zylindrischen Teils, als desjenigen, welcher alle Chlorophyllbänder und fast das ganze Protoplasma enthält und deswegen der wichtigere ist, bestimmt.

---

Bei der Messung der Länge und der Dicke der lebendigen Zellen sind einige Fehler nach dieser oder jener Seite möglich. Dies hängt davon ab, daß 1. während der Beobachtung der Faden im Gesichtsfeld sich etwas verrücken kann, 2. der Faden in der Wasserschicht zwischen dem Objektglas und dem Deckgläschen manchmal nicht vollkommen horizontal, sondern etwas schräg liegt, 3. das Deckgläschen zufällig den Faden etwas drücken und ihn etwas abplatten kann.

Alle Messungen wurden vermittelst Hartnaks Okular-Mikrometers ausgeführt. Dieses Instrument ist äußerst bequem für die Messung lebendiger und verhältnismäßiger großer Objekte, wenn es notwendig ist, die ganze Messungsprozedur möglichst schnell zu vollbringen. Die Schnelligkeit der Messung ist deßhalb notwendig, weil ein zu lange dauerndes Verweilen des lebendigen Objekts unter dem Deckgläschen für denselben schädlich sein kann, und weil außerdem das lebendige Objekt während der Messung selbst, wenn auch nur etwas, sich bewegen kann.

---

## Erklärung zu den Abbildungen.

Taf. III. u. IV.

Alle Abbildungen sind nach lebendigen Objekten mit Hilfe der Kamera vollzogen worden.

Die Vergrößerung aller Abbildungen ist die gleiche: 220.

Fig. 1—13, 16—30. Vom Inhalt der Zellen sind nur die Kerne mit den Nukleolen in ihren Umrissen abgebildet.

Fig. 14, 15. Vom Zellinhalt sind die Kerne mit ihren Nukleolen und die Umrisse der Chlorophyllbänder einer (oberen während der Beobachtung) Hälfte der Zelle mit den äußeren Umrissen der Stärkeanhäufungen der Pyrenoide abgebildet. Die Umrisse des zentralen Körpers der Pyrenoide sind in den lebendigen Objekten undeutlich und konnten deswegen nicht abgebildet werden.

In den einen Nukleolen bemerkt man an lebendigen Objekten Vakuolen mit deutlichem Umriß; in den anderen Nukleolen aber kann man nur zartere Distrikte ohne scharfe Umrisse sehen.

Die sichtbare Größe der Kerne (oder Nukleolen) in den Abbildungen kann bei gleicher Vergrößerung eine verschiedene sein, während ihre wirkliche Größe annähernd eine gleiche ist. Das kann davon abhängen, daß die Lage der Kerne (oder Nukleolen) beziehentlich zur Abbildungsfläche eine verschiedene sein kann, und ihre Form ebenfalls eine etwas verschiedene ist.

*Spirogyra majuscula* (Ktg.) Hansg. (Taf. III.)

Fig. 1. Kerne von gewöhnlicher Größe.

Fig. 2. Nachkommen primär vergrößerter Kerne.

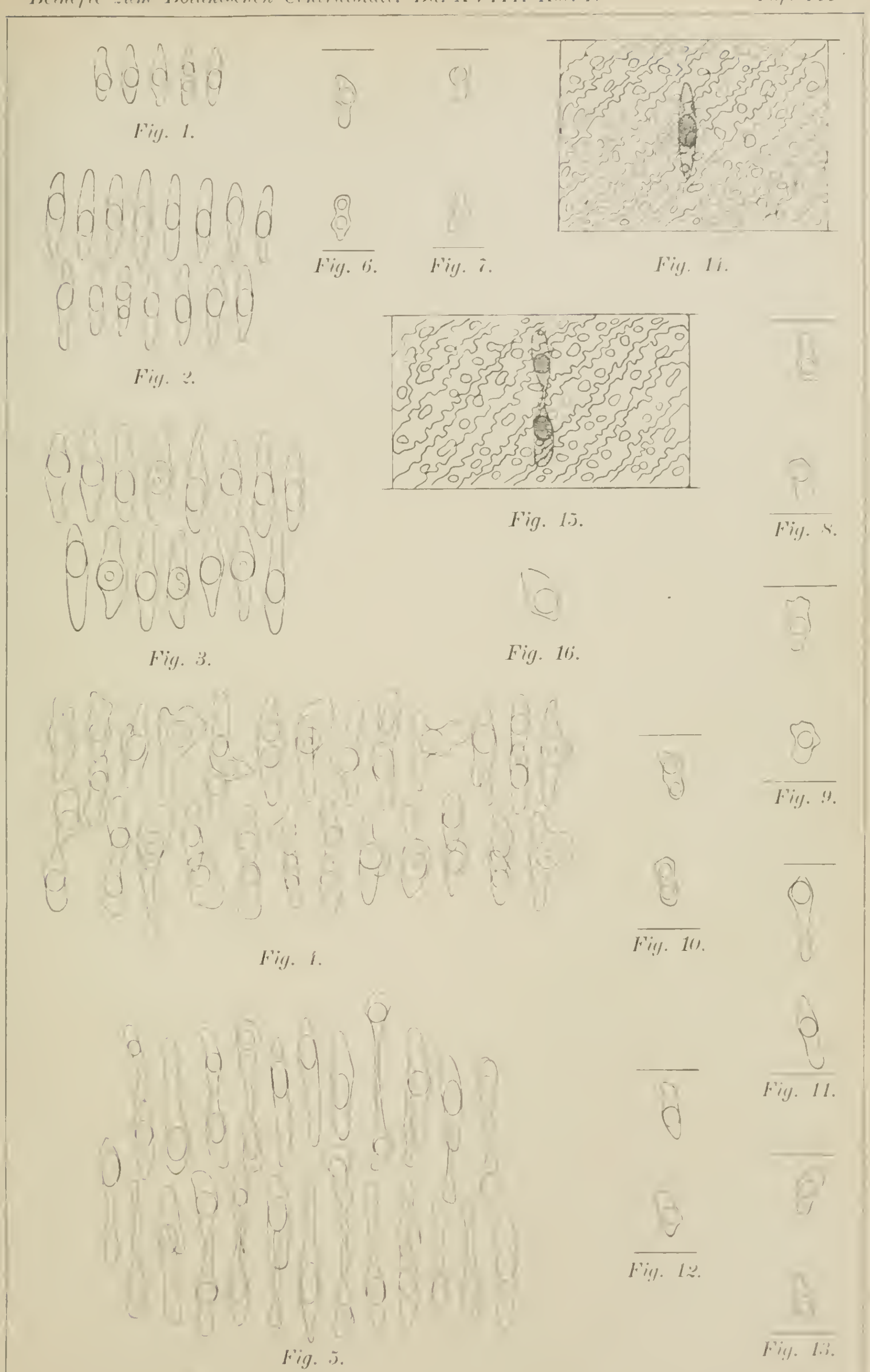
Fig. 3. Einfache sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung.

Fig. 4. Zusammengesetzte sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung.

Fig. 5. Erscheinungen der Ausdehnung der Nachkommenkerne sekundärer Vergrößerung.

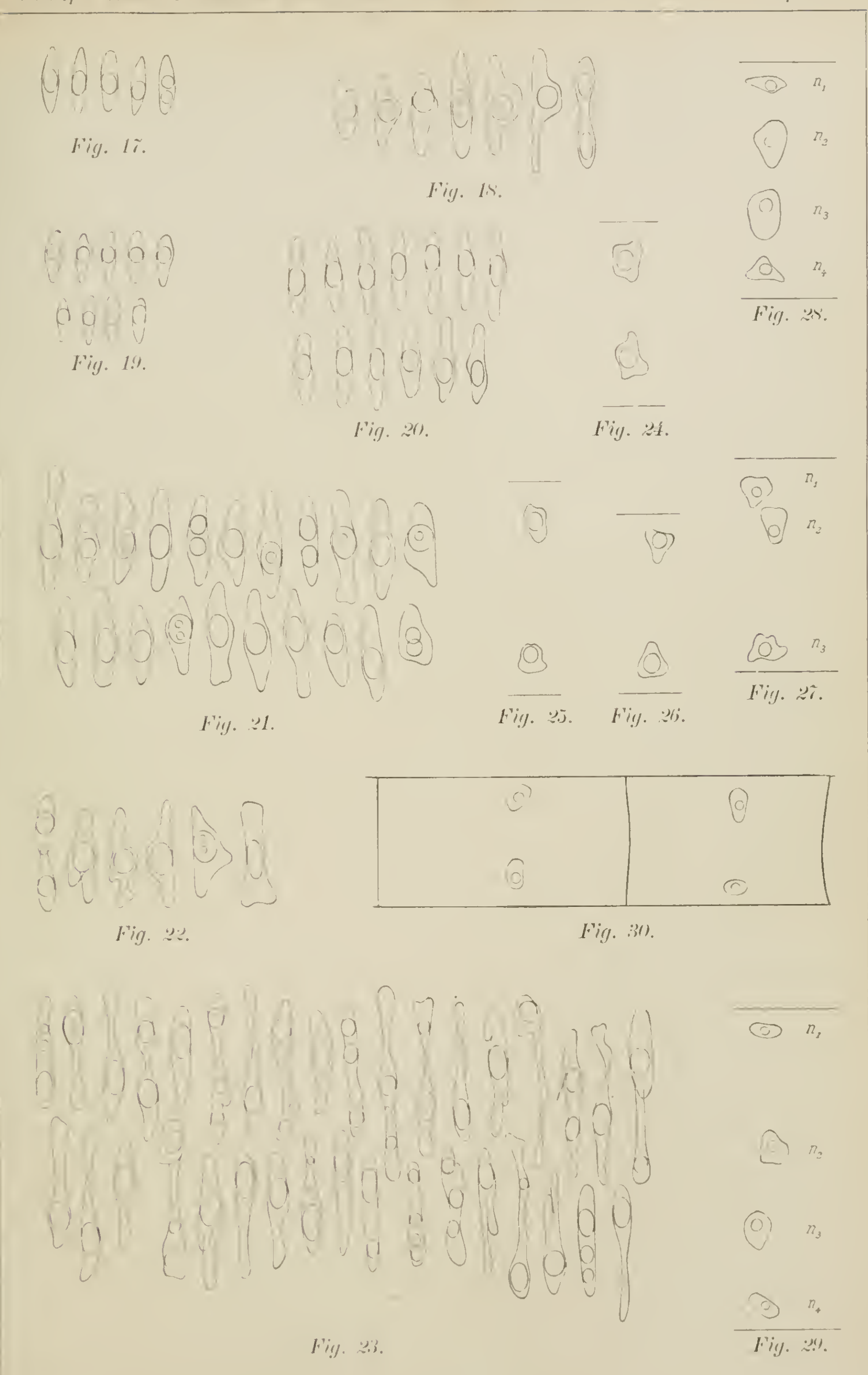
Fig. 6, 7. Zweikernige Zellen, deren Kerne sich beim Zerfall eines primär vergrößerten Kerns gebildet haben. Beide Kerne in jeder Zelle liegen im Zelllumen in der medianen Längsfläche.

Fig. 8, 9. 10. Zwei Kerne primärer Vergrößerung in der Zelle. Beide liegen im Zelllumen in der medianen Längsfläche.




Gerassimow. Verlag von Georg Thieme in Leipzig.




n1
n2
n3
n4
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.

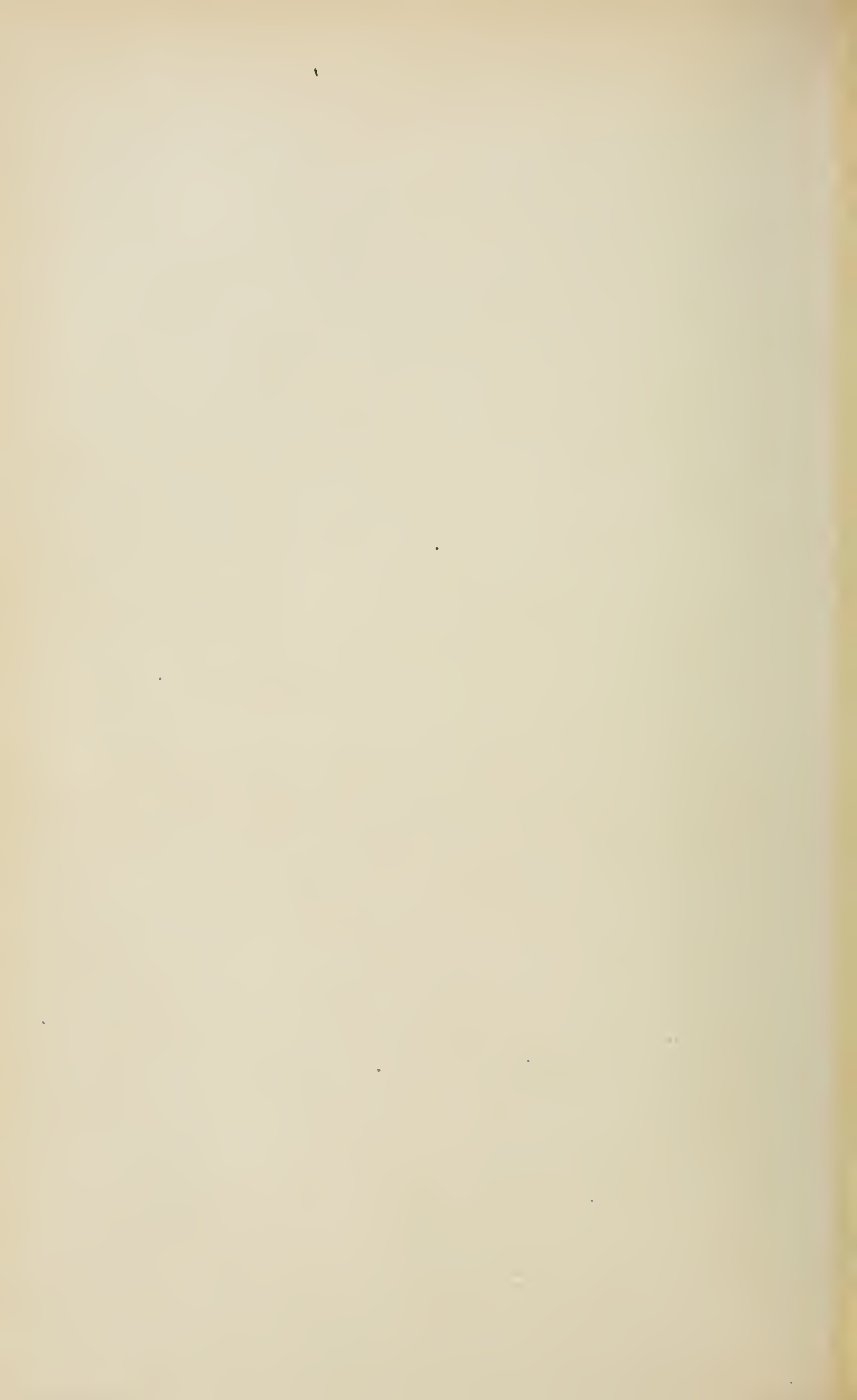


Fig. 11, 12, 13. Fälle des Zerfalls der sekundär vergrößerten Kerne in zwei Teile.
Fig. 11. Der eine Kern — in der Nähe der oberen Wand, der andere Kern — in der Nähe der unteren Wand.
Fig. 12, 13. Kerne liegen im Zelllumen in der medianen Längsfläche.
Fig. 14, 15. Zellen mit sekundär vergrößertem einfachem und zusammengesetztem Kern.

*Spirogyra species?* (Taf. III.)

Fig. 16. Primär vergrößerter Kern vor seiner ersten Teilung.

*Spirogyra crassa* (Ktg.) Hansg. (Taf. IV.)

Fig. 17. Nachkommen primär vergrößerter Kerne.
Fig. 18. Einfache und zusammengesetzte sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung.

*Spirogyra bellis* (Hossal) Clève. (Taf. IV.)

Fig. 19. Kerne von gewöhnlicher Größe.
Fig. 20. Nachkommen primär vergrößerter Kerne.
Fig. 21. Einfache Kerne sekundärer Vergrößerung vor ihrer ersten Teilung.
Fig. 22. Zusammengesetzte Kerne sekundärer Vergrößerung vor ihrer ersten Teilung.
Fig. 23. Sekundär vergrößerte Kerne im Zustand der Ausdehnung.
Fig. 24. Zwei Kerne primärer Vergrößerung in der Zelle. Beide liegen im Zelllumen in der medianen Längsfläche.
Fig. 25, 26. Beide Kerne jeder Zelle haben sich beim Zerfall eines sekundär vergrößerten Kerns in zwei Teile gebildet. Kerne befinden sich im Zelllumen in der medianen Längsfläche.
Fig. 27. Drei Kerne der Zelle haben sich infolge des Zerfalls eines sekundär vergrößerten Kerns gebildet. $n_1$, $n_3$ — in der Nähe der oberen Wand, $n_2$ — in der Nähe der unteren Wand.
Fig. 28. Zerfall des sekundär vergrößerten Kerns in 4 Fragmente. $n_1$, $n_3$ — in der Nähe der oberen Wand, $n_2$, $n_4$ — in der Nähe der unteren Wand.
Fig. 29. Die 4 Kerne sind infolge des Zerfalls eines sekundär vergrößerten Kerns erhalten, $n_1$, $n_4$ — in der Nähe der lateralen Wand, $n_2$ — in der Nähe der oberen Wand, $n_3$ — in der Nähe der unteren Wand.
Fig. 30. In jeder Zelle befinden sich je zwei Kerne von halber Größe, welche sich bei der Einwirkung der Abkühlung auf die teilende Mutterzelle gebildet haben. In einer Zelle (rechts) sieht man beide Kerne im Zelllumen im optischen Längsschnitt; in der anderen Zelle (links) liegt der eine Kern in der Nähe der oberen, der andere — in der Nähe der unteren Wand.

## Tabelle I.

*Spirogyra majuscula.*

| | Zahl der ausgemessenen Kerne. | Diameter der Kerne. | Dicke der Kerne. |
|---|---|---|---|
| Kerne von gewöhnlicher Größe . . . . . . . . . . . . | 324 | $23,_{0}\mu - 42,_{3}\mu$; mittl. $31,_{3}\mu$ | $4,_{5}\mu - 9,_{0}\mu$; mittl. $6,_{7}\mu$ |
| Nachkommen primär vergrößerter Kerne . . . . . . . . . | 1460 | $26,_{4}\mu - 65,_{4}\mu$; mittl. $41,_{7}\mu$ | $4,_{9}\mu - 11,_{7}\mu$; mittl. $7,_{6}\mu$ |
| Sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung . . . . | 97 | $42,_{9}\mu - 70,_{2}\mu$; mittl. $51,_{4}\mu$ | $6,_{6}\mu - 14,_{3}\mu$; mittl. $10,_{1}\mu$ |
| Nachkommen sekundär vergrößerter Kerne . . . . . . . . | 258 | $41,_{2}\mu - 75,_{4}\mu$; mittl. $54,_{7}\mu$ | $5,_{8}\mu - 13,_{2}\mu$; mittl. $8,_{7}\mu$ |

## Tabelle II.

*Spirogyra crassa.*

| | Zahl der ausgemessenen Kerne. | Diameter der Kerne. | Dicke der Kerne. | Diameter der Nukleolen. | Dicke der Nukleolen. |
|---|---|---|---|---|---|
| Kerne von gewöhnlicher Größe . . . | 23 | $31,_{2}\mu - 37,_{3}\mu$; mittl. $33,_{5}\mu$ | $7,_{2}\mu - 10,_{6}\mu$; mittl. $8,_{3}\mu$ | — | — |
| Nachkommen primär vergrößerter Kerne . | 117 | $26,_{0}\mu - 66,_{1}\mu$; mittl. $37,_{9}\mu$ | $5,_{7}\mu - 9,_{9}\mu$; mittl. $7,_{7}\mu$ | $9,_{1}\mu - 13,_{0}\mu$; mittl. $11,_{0}\mu$ | $5,_{8}\mu - 7,_{8}\mu$; mittl. $6,_{7}\mu$ |
| Sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung . . . . . | 11 | $36,_{4}\mu - 56,_{0}\mu$; mittl. $46,_{8}\mu$ | $9,_{1}\mu - 12,_{6}\mu$; mittl. $11,_{0}\mu$ | $13,_{0}\mu - 14,_{3}\mu$; mittl. $13,_{6}\mu$ | $8,_{4}\mu - 9,_{7}\mu$; mittl. $9,_{1}\mu$ |
| Nachkommen sekundär vergrößerter Kerne . . . . . | 6 | $39,_{0}\mu - 62,_{5}\mu$; mittl. $49,_{8}\mu$ | $7,_{8}\mu - 9,_{1}\mu$; mittl. $8,_{4}\mu$ | $14,_{3}\mu - 15,_{6}\mu$; mittl. $14,_{6}\mu$ | $7,_{8}\mu - 7,_{8}\mu$; mittl. $7,_{8}\mu$ |

*Spirogyra species?*

Tabelle III.

| | Zahl der ausgemessenen Kerne. | Größter Durchmesser der Kerne. | Kleinster Durchmesser der Kerne. | Diameter der Nukleolen. |
|---|---|---|---|---|
| Kerne von gewöhnlicher Größe . . . . | 13 | $19,_{2}\mu - 25,_{6}\mu$; mittl. $23,_{5}\mu$ | $14,_{4}\mu - 24,_{0}\mu$; mittl. $17,_{8}\mu$ | $11,_{2}\mu - 12,_{8}\mu$; mittl. $11,_{4}\mu$ |
| Primär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung . . . . . . . . . . . | 3 | $24,_{8}\mu - 30,_{4}\mu$; mittl. $27,_{5}\mu$ | $16,_{0}\mu - 24,_{0}\mu$; mittl. $20,_{3}\mu$ | $12,_{8}\mu - 14,_{4}\mu$; mittl. $13,_{9}\mu$ |

*Spirogyra bellis.*

Tabelle IV.

| | Zahl der ausgemessenen Kerne. | Diameter der Kerne. | Dicke der Kerne. | Diameter der Nukleolen. | Dicke der Nukleolen. |
|---|---|---|---|---|---|
| Kerne von gewöhnlicher Größe . . . | 204 | $18,_{2}\mu - 33,_{8}\mu$; mittl. $27,_{2}\mu$ | $5,_{2}\mu - 9,_{1}\mu$; mittl. $7,_{0}\mu$ | $7,_{8}\mu - 12,_{4}\mu$; mittl. $10,_{3}\mu$ | $5,_{9}\mu - 8,_{5}\mu$; mittl. $6,_{9}\mu$ |
| Primär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung . . . . . | 25 | $22,_{8}\mu - 33,_{8}\mu$; mittl. $30,_{2}\mu$ | $6,_{5}\mu - 13,_{0}\mu$; mittl. $9,_{0}\mu$ | — | — |
| Nachkommen primär vergrößerter Kerne . | 211 | $28,_{6}\mu - 56,_{6}\mu$; mittl. $40,_{6}\mu$ | $6,_{5}\mu - 9,_{8}\mu$; mittl. $8,_{2}\mu$ | $8,_{5}\mu - 15,_{6}\mu$; mittl. $12,_{5}\mu$ | $5,_{9}\mu - 9,_{1}\mu$; mittl. $6,_{9}\mu$ |
| Sekundär vergrößerte Kerne vor ihrer ersten Teilung . . . . . | 16 | $36,_{4}\mu - 59,_{1}\mu$; mittl. $44,_{8}\mu$ | $9,_{1}\mu - 11,_{7}\mu$; mittl. $10,_{8}\mu$ | $11,_{7}\mu - 17,_{5}\mu$; mittl. $14,_{6}\mu$ | $7,_{1}\mu - 11,_{0}\mu$; mittl. $9,_{1}\mu$ |

## Tabelle V.

*Spirogyra majuscula.*

I. Gewöhnliche Zellen dieser Art haben eine Dicke von 55 $\mu$ — 75 $\mu$.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Nach der Abkühlung bildete sich in einem der gewöhnlichen Fäden zum 15. August 1894 die Kammer *B*, welche von der einen einfachen primär vergrößerten Kern (mit einem großen Nucleolus) enthaltenden Kammer *A* begleitet wurde. Die Kammer *A* erzeugte eine zahlreiche Nachkommenschaft aus dickeren Zellen, welche jede einen großen einfachen Kern besaßen.

| 1894. | Länge → |
|---|---|
| 1. 15. August 2 U. 4 M. Tages . . | |
| 2. 23. August 10 U. 11 M. Morgens . | 153,4 |
| 3. 2. September 10 U. 41 M. „ . | 209,5 \| 193,0 183,9 180,6 \| 222,7 \| 209,5 188,1 |

→ →

| | 143,5 | | 167,5 |
|---|---|---|---|
| \| 198,0 \| 226,0 216,9 \| 210,3 \| 209,5 | 199,6 191,4 \| 213,7 \| 222,7 | \| 242,5 \| 216,1 207,1 | 206,2 \| 206,2 |

→ *A* →

| | 168,3 | 179,8 | |
|---|---|---|---|
| \| 212,8 \| 209,5 226,0 222,7 209,5 \| 213,7 \| 226,9 | \| 216,1 \| 219,4 \| 221,0 \| 235,9 | \| 226,0 \| 216,1 202,9 | |

→ →

| 156,7 | | 181,5 | |
|---|---|---|---|
| \| 205,4 | \| 209,5 \| 198,8 198,8 \| 200,5 | \| 235,9 206,2 \| 206,2 \| 212,8 | \| 216,9 \| 217,8 \| 235,9 \| 259,0 188,1 \| |

→ →

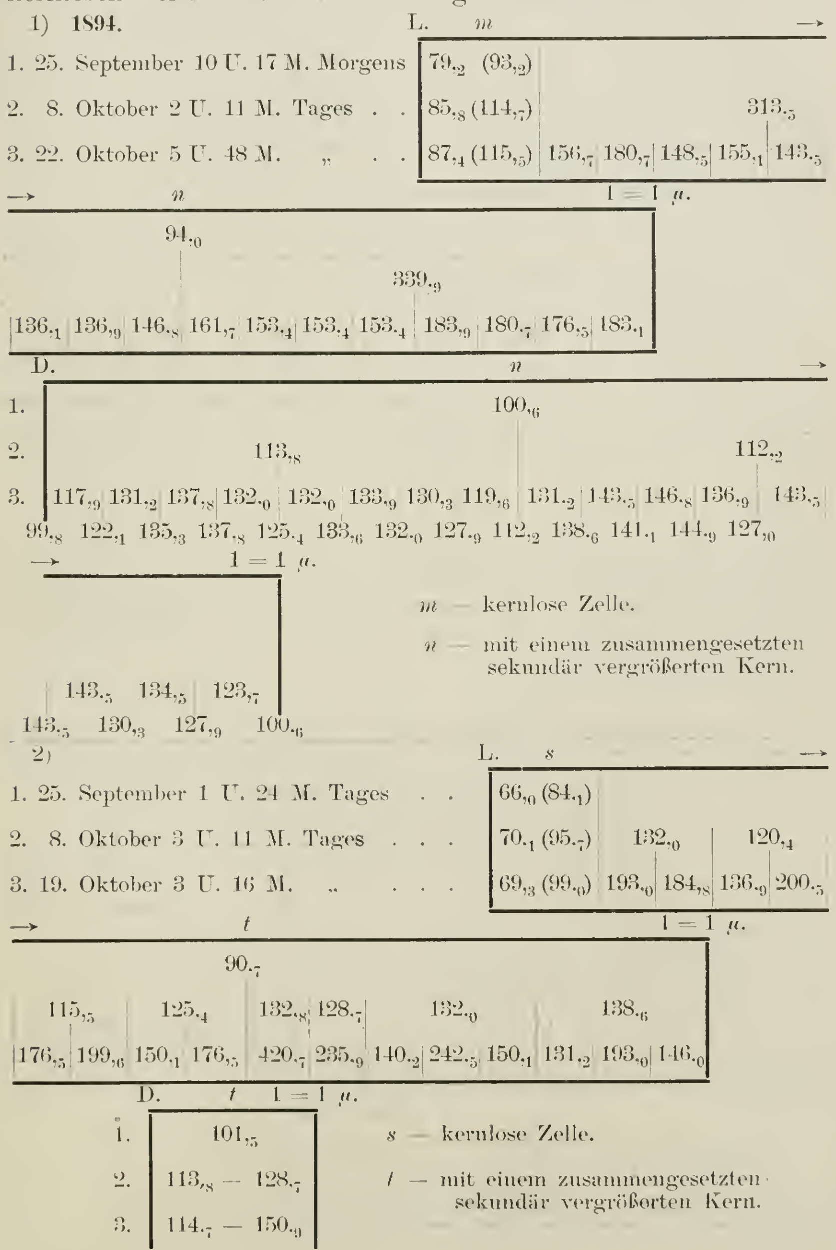
| | 154,3 | | 75,9 | | 81,7 |
|---|---|---|---|---|---|
| \| 169,9 \| 173,2 179,0 | \| 174,9 \| 173,2 \| 196,3 \| 209,5 | \| 193,0 \| 183,9 | \| 187,3 \| 193,0 \| 165,0 \| 174,1 | | \| 122,1 \| |

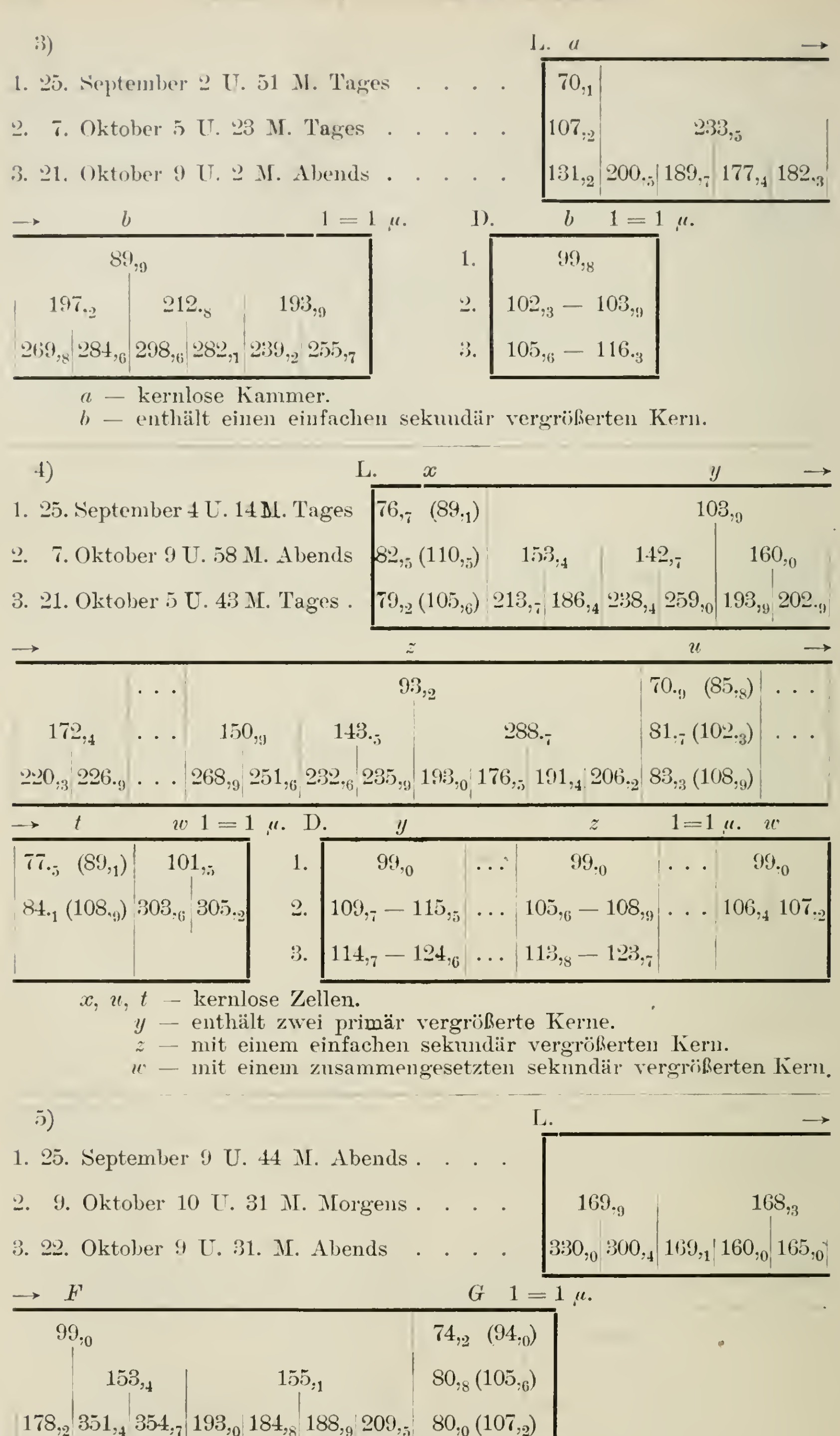
| *B* 1 = 1 $\mu$. | |
|---|---|
| | 107,2 |
| | 136,9 |
| 143,5 | 214,5 |

| D. | *A* 1 = 1 $\mu$. |
|---|---|
| 1. | 77,5 |
| 2. | 74,2 — 85,8 |
| 3. | 77,5 — 95,7 |

III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Die Experimente, welche an sich teilenden Zellen primärer Vergrößerung im September desselben Jahres 1894 gemacht wurden, führten zur Bildung mehrer Zellen und Kammern mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernsubstanz, welche von kernlosen Zellen und Kammern begleitet waren.





3)

| | L. a → | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 25. September 2 U. 51 M. Tages | 70,1 | | | | |
| 2. 7. Oktober 5 U. 23 M. Tages | 107,2 | 233,5 | | | |
| 3. 21. Oktober 9 U. 2 M. Abends | 131,2 | 200,5 | 189,7 | 177,4 | 182,3 |

→ b 1 = 1 μ.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 89,9 | | | | | |
| 197,2 | | 212,8 | | 193,9 | |
| 269,8 | 284,6 | 298,6 | 282,1 | 239,2 | 255,7 |

D. b 1 = 1 μ.

| | b |
|---|---|
| 1. | 99,8 |
| 2. | 102,3 — 103,9 |
| 3. | 105,6 — 116,3 |

*a* — kernlose Kammer.
*b* — enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

4)

| | L. x | y → | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 25. September 4 U. 14 M. Tages | 76,7 (89,1) | 103,9 | | | | | |
| 2. 7. Oktober 9 U. 58 M. Abends | 82,5 (110,5) | 153,4 | | 142,7 | | 160,0 | |
| 3. 21. Oktober 5 U. 43 M. Tages | 79,2 (105,6) | 213,7 | 186,4 | 238,4 | 259,0 | 193,9 | 202,9 |

→ z u →

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | . . . | 93,2 | | | | | | | | 70,9 (85,8) | . . . |
| 172,4 | | . . . | 150,9 | | 143,5 | | 288,7 | | | | 81,7 (102,3) | . . . |
| 220,3 | 226,9 | . . . | 268,9 | 251,6 | 232,6 | 235,9 | 193,0 | 176,5 | 191,4 | 206,2 | 83,3 (108,9) | |

→ t w 1 = 1 μ.

| t | w | |
|---|---|---|
| 77,5 (89,1) | 101,5 | |
| 84,1 (108,9) | 303,6 | 305,2 |

D. y z 1=1 μ. w

| | y | | z | | w |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 99,0 | . . . | 99,0 | . . . | 99,0 |
| 2. | 109,7 — 115,5 | . . . | 105,6 — 108,9 | . . . | 106,4 107,2 |
| 3. | 114,7 — 124,6 | . . . | 113,8 — 123,7 | | |

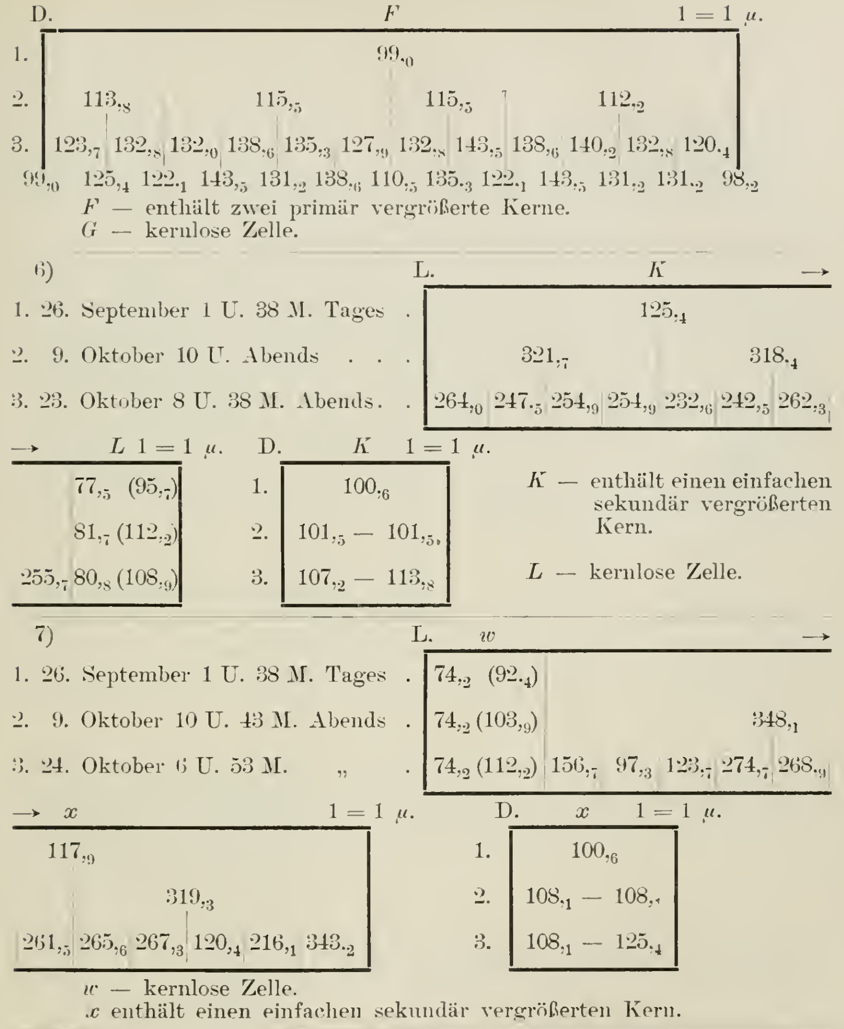
*x, u, t* — kernlose Zellen.
*y* — enthält zwei primär vergrößerte Kerne.
*z* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*w* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

5)

| | L. → | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 25. September 9 U. 44 M. Abends | | | | | |
| 2. 9. Oktober 10 U. 31 M. Morgens | 169,9 | | 168,3 | | |
| 3. 22. Oktober 9 U. 31. M. Abends | 330,0 | 300,4 | 169,1 | 160,0 | 165,0 |

→ F G 1 = 1 μ.

| F | | | | | | | G |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 99,0 | | | | | | | 74,2 (94,0) |
| | 153,4 | | 155,1 | | | | 80,8 (105,6) |
| 178,2 | 351,4 | 354,7 | 193,0 | 184,8 | 188,9 | 209,5 | 80,0 (107,2) |



D. *F* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | | | | 99,0 | | | | | | | |
| 2. | 113,8 | | | 115,5 | | | 115,5 | | | 112,2 | | | |
| 3. | 123,7 | 132,8 | 132,0 | 138,6 | 135,3 | 127,9 | 132,8 | 143,5 | 138,6 | 140,2 | 132,8 | 120,4 | |
| 99,0 | 125,4 | 122,1 | 143,5 | 131,2 | 138,6 | 110,5 | 135,3 | 122,1 | 143,5 | 131,2 | 131,2 | 98,2 | |

*F* — enthält zwei primär vergrößerte Kerne.
*G* — kernlose Zelle.

6) L. *K* →

| | L. *K* | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 26. September 1 U. 38 M. Tages . | | | | 125,4 | | | |
| 2. 9. Oktober 10 U. Abends . . . | | 321,7 | | | | 318,4 | |
| 3. 23. Oktober 8 U. 38 M. Abends. . | 264,0 | 247,5 | 254,9 | 254,9 | 232,6 | 242,5 | 262,3 |

→ *L* 1 = 1 μ.

| | | |
|---|---|---|
| | | 77,5 (95,7) |
| | | 81,7 (112,2) |
| 255,7 | | 80,8 (108,9) |

D. *K* 1 = 1 μ.

| | | |
|---|---|---|
| 1. | 100,6 | |
| 2. | 101,5 — 101,5 | |
| 3. | 107,2 — 113,8 | |

*K* — enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

*L* — kernlose Zelle.

7) L. *w* →

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 26. September 1 U. 38 M. Tages . | 74,2 (92,4) | | | | | |
| 2. 9. Oktober 10 U. 43 M. Abends . | 74,2 (103,9) | | | | | 348,1 |
| 3. 24. Oktober 6 U. 53 M. „ . | 74,2 (112,2) | 156,7 | 97,3 | 123,7 | 274,7 | 268,9 |

→ *x* 1 = 1 μ.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 117,9 | | | | | |
| | | 319,3 | | | |
| 261,5 | 265,6 | 267,3 | 120,4 | 216,1 | 343,2 |

D. *x* 1 = 1 μ.

| | |
|---|---|
| 1. | 100,6 |
| 2. | 108,1 — 108,1 |
| 3. | 108,1 — 125,4 |

*w* — kernlose Zelle.
*x* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

8) — 13) Diese Fälle stimmten mit den vorhergehenden vollkommen überein.

## Tabelle VI.

*Spirogyra majuscula.*

I. Gewöhnliche Zellen der gegebenen Art haben eine Dicke von 55 μ — 75 μ.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Vermittelst der Abkühlung wurden aus einer gewöhnlichen sich teilenden Zelle zum 14. August 1894 die Zelle *R* mit einem einfachen primär vergrößerten Kern und die kernlose Zelle *S* erhalten. Die zahlreiche Nachkommenschaft der Zelle *R*, welche aus dickeren Zellen mit einem großen einfachen Kern bestand, durchlebte glücklich den Winter des Jahres 1894/1895.

**1894.**

| | L. → | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 14. August 9 U. 29 M. Abends . . | | | | | | | |
| 2. 21. August 10 U. 5 M. „ . . | | | | | | | |
| 3. 9. September 6 U. 48 M. „ . . | 237,6 | 218,6 | 195,5 | 202,9 | 222,7 | 189,7 | 191,4 |

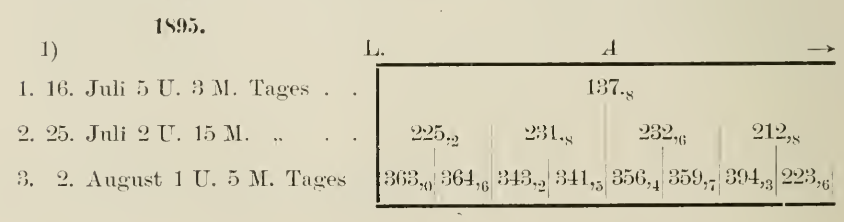
→ *R* →

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | 140,2 | | | | |
| 227,7 | | | | | | | | | | | | | |
| 212,8 | 232,6 | 200,5 | 200,5 | 213,7 | 229,3 | 235,9 | 245,0 | 269,8 | 219,4 | 195,5 | 189,7 | 190,6 | 189,7 |

| → | | | | | | | | | S 1 = 1 μ. | D. | *R* 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | 90,7 (112,2) | 1. | 77,5 |
| | | | 219,4 | | | | | | 90,7 (100,6) | 2. | 77,5 — 77,5 |
| 173,2 | 184,8 | 159,2 | 163,3 | 153,4 | 151,8 | 153,4 | 235,9 | 216,1 | 94,0 (115,5) | 3. | 80,0 — 87,4 |

III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Im Sommer des folgenden Jahres 1895 wurden an dem Material aus Zellen mit primär vergrößerten Kernen, welches überwintert hatte, Abkühlungsexperimente gemacht. Im Resultat der Experimente wurden mehrere Zellen und Kammern mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernsubstanz erhalten.



**1895.**

1)

| | L. | | | *A* | | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 16. Juli 5 U. 3 M. Tages . . | | | | 137,8 | | | | |
| 2. 25. Juli 2 U. 15 M. „ . . | 225,2 | | 231,8 | | 232,6 | | 212,8 | |
| 3. 2. August 1 U. 5 M. Tages | 363,0 | 364,6 | 343,2 | 341,5 | 356,4 | 359,7 | 394,3 | 223,6 |

→ B 1 = 1 μ. D. A 1 = 1 μ.

| | B | D. | A | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 107,2 | 1. | 97,3 | | | | | | | | |
| | 165,0 | 2. | 99,0 | 99,8 | 100,6 | 99,0 | | | | | |
| 206,2 | 226,0 | 3. | 103,9 | 110,5 | 113,8 | 110,5 | 108,9 | 110,5 | 107,2 | 105,6 | 102,3 |
| | | | 97,3 | 109,7 | 105,6 | 114,7 | 102,3 | 110,5 | 105,6 | 105,6 | 104,8 | 99,0 |

A besitzt einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
B — kernlose Kammer.

2)

| | L. A → | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 19. Juli 10 U. 40 M. Morgens . . | 128,7 | | | | | | |
| 2. 25. Juli 11 U. 25 M. „ . . | 149,3 | | | | | | 219,4 |
| 3. 1. August 10 U. 12 M. Abends . | 231,8 | 152,6 | 141,1 | 272,2 | 252,4 | 265,6 | 255,7 |

→ B →

221,1

202,9

235,9 255,7 268,9 232,6 222,7 193,0 | 179,8 176,5 176,5 202,1 219,4 282,1 | 268,9 250,8

→ 1 = 1 μ.

224,4 226,0

245,8 213,7 | 206,2 259,0 | 165,0 247,5 | 199,6 | 211,2 226,0 219,4 | 218,6 216,1 235,9

| D. | B 1 = 1 μ. |
|---|---|
| 1. | 105,6 |
| 2. | 105,6 — 107,2 |
| 3. | 112,2 — 136,9 |

A — kernlose Kammer.

B besitzt zwei primär vergrößerte Kerne.

3)

| | L. C | | | | | | D → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Juli 12 U. 43 M. Tages . . | 133,6 | | | | | | 99,0 |
| 2. 11. August 10 U. 45 M. Morgens | 193,0 | 123,7 | 123,7 | 146,0 | 146,8 | 219,4 | 226,0 | 286,3 |

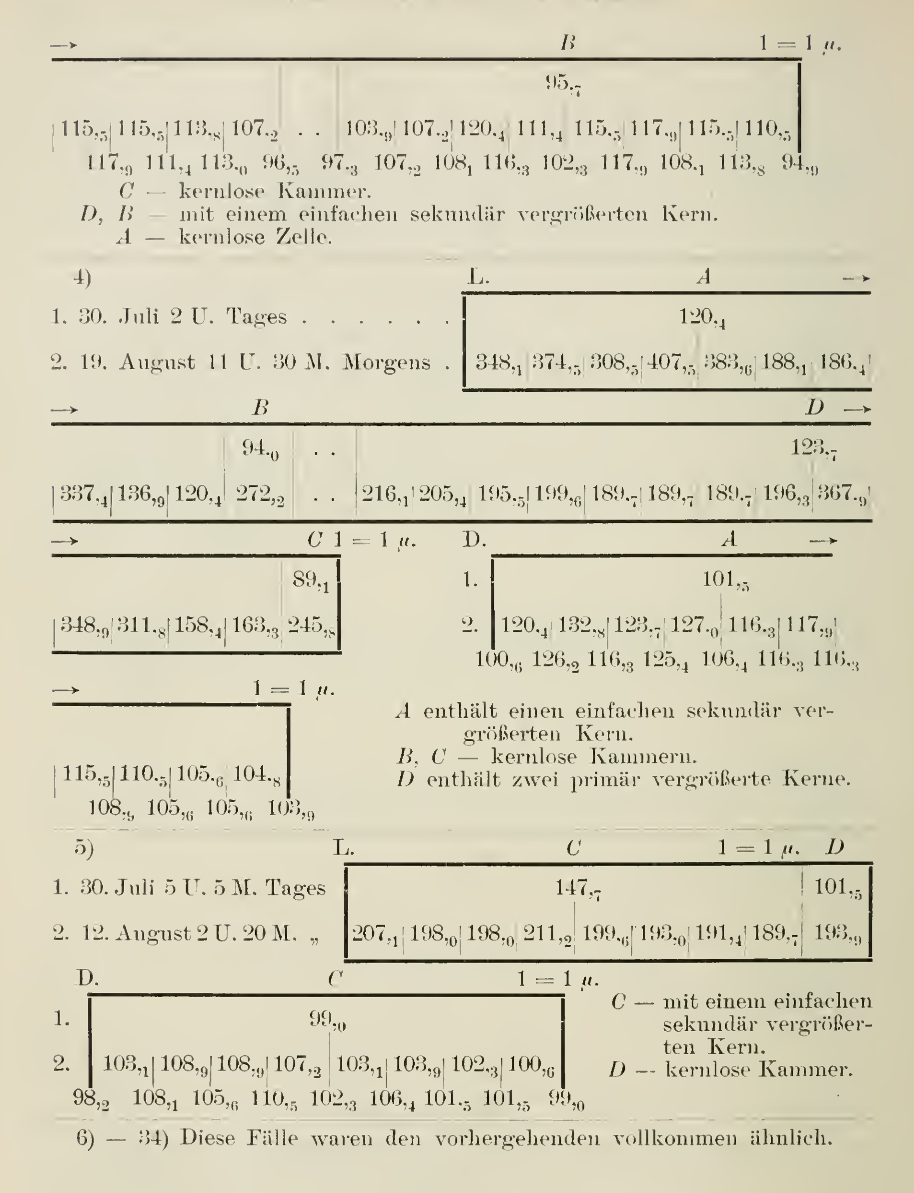
→ A B →

. . 84,9 (97,3) 117,1

| 254,9 139,4 140,2 146,8 | 169,1 . . 90,7 (122,1) 148,5 147,7 190,6 | 216,1 249,1

→ 1 = 1 μ. D. D →

| | D. | D | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1. | 95,7 | | | | | | | |
| 229,3 241,2 255,7 | 2. | 99,8 | 102,3 | 107,2 | 107,2 | 110,5 | 110,5 | 120,4 | 122,1 |
| | | 96,5 | 101,5 | 104,8 | 108,9 | 105,6 | 111,4 | 101,5 | 115,5 | 110,5 |



→ *B* 1 = 1 μ.

95,7

| 115,5 | 115,5 | 113,8 | 107,2 . . 103,9 | 107,2 | 120,4 | 111,4 115,5 | 117,9 | 115,5 | 110,5 |

117,9 111,4 113,0 96,5 97,3 107,2 108,1 116,3 102,3 117,9 108,1 113,8 94,9

*C* — kernlose Kammer.
*D*, *B* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*A* — kernlose Zelle.

4) L. *A* →

1. 30. Juli 2 U. Tages . . . . . . | 120,4
2. 19. August 11 U. 30 M. Morgens . | 348,1 | 374,5 | 308,5 | 407,5 | 383,6 | 188,1 | 186,4 |

→ *B* *D* →

94,0 . . 123,7

| 337,4 | 136,9 | 120,4 | 272,2 . . | 216,1 | 205,4 195,5 | 199,6 | 189,7 | 189,7 189,7 | 196,3 | 367,9 |

→ *C* 1 = 1 μ.

89,1

| 348,9 | 311,8 | 158,4 | 163,3 | 245,8 |

D. *A* →

1. 101,5
2. 120,4 | 132,8 | 123,7 | 127,0 | 116,3 | 117,9 |

100,6 126,2 116,3 125,4 106,4 116,3 116,3

→ 1 = 1 μ.

| 115,5 | 110,5 | 105,6 | 104,8 |

108,9 105,6 105,6 103,9

*A* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*B*, *C* — kernlose Kammern.
*D* enthält zwei primär vergrößerte Kerne.

5) L. *C* 1 = 1 μ. *D*

1. 30. Juli 5 U. 5 M. Tages | 147,7 | 101,5 |
2. 12. August 2 U. 20 M. „ | 207,1 | 198,0 | 198,0 211,2 | 199,6 | 193,0 | 191,4 | 189,7 | 193,9 |

D. *C* 1 = 1 μ.

1. 99,0
2. | 103,1 | 108,9 | 108,9 | 107,2 | 103,1 | 103,9 | 102,3 | 100,6 |

98,2 108,1 105,6 110,5 102,3 106,4 101,5 101,5 99,0

*C* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*D* — kernlose Kammer.

6) — 34) Diese Fälle waren den vorhergehenden vollkommen ähnlich.

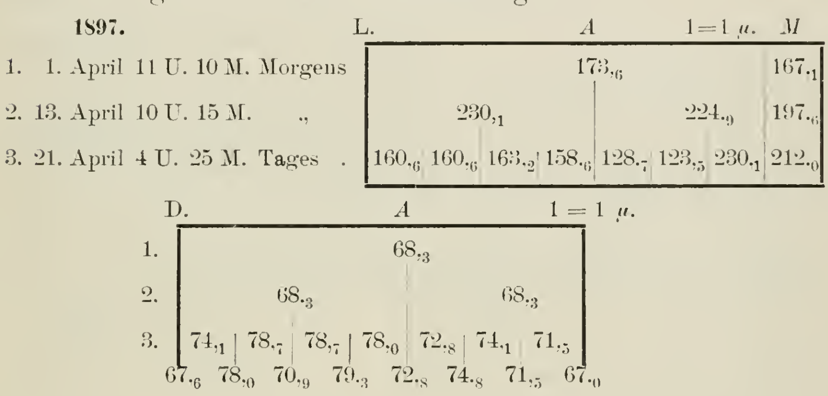
## Tabelle VII.

*Spirogyra majuscula.*

I. Gewöhnliche Zellen besitzen eine Dicke von 55 μ—75 μ.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Eine gewöhnliche sich teilende, der Anästhesierung mit Äther unterworfene Zelle hat sich in zwei Kammern, eine kernlose *M* und eine andere *A*, mit einem einfachen primär vergrößerten Kern, geteilt. Von *A* sind ganze Fäden aus dicken Zellen mit großen einfachen Kernen abgestammt.



L. — *A* — 1 = 1 μ. — *M*

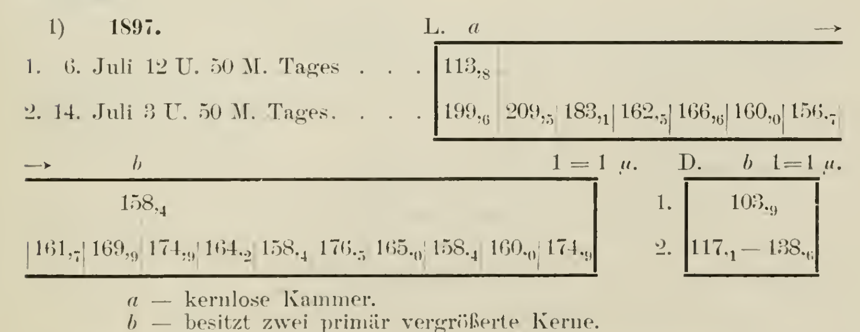
| 1897. | *A* | | | | | | | | *M* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 1. April 11 U. 10 M. Morgens | 173,6 | | | | | | | | 167,1 |
| 2. 13. April 10 U. 15 M. „ | 230,1 | | | | 224,9 | | | | 197,6 |
| 3. 21. April 4 U. 25 M. Tages . | 160,6 | 160,6 | 163,2 | 158,6 | 128,7 | 123,5 | 230,1 | | 212,0 |

D. — *A* — 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 68,3 | | | | | | | |
| 2. | 68,3 | | | | 68,3 | | | |
| 3. | 74,1 | 78,7 | 78,7 | 78,0 | 72,8 | 74,1 | 71,5 | |
| | 67,6 | 78,0 | 70,9 | 79,3 | 72,8 | 74,8 | 71,5 | 67,0 |

III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Die Abkühlung der sich teilenden von *A* abstammenden Nachkommenzellen führte im Juli desselben Jahres 1897 zur Bildung von Zellen mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernsubstanz.



1) 1897. L. *a* →

| | *a* | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 6. Juli 12 U. 50 M. Tages . . . | 113,8 | | | | | | |
| 2. 14. Juli 3 U. 50 M. Tages. . . . | 199,6 | 209,5 | 183,1 | 162,5 | 166,6 | 160,0 | 156,7 |

→ *b* 1 = 1 μ.

| *b* | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 158,4 | | | | | | | | | |
| 161,7 | 169,9 | 174,9 | 164,2 | 158,4 | 176,5 | 165,0 | 158,4 | 160,0 | 174,9 |

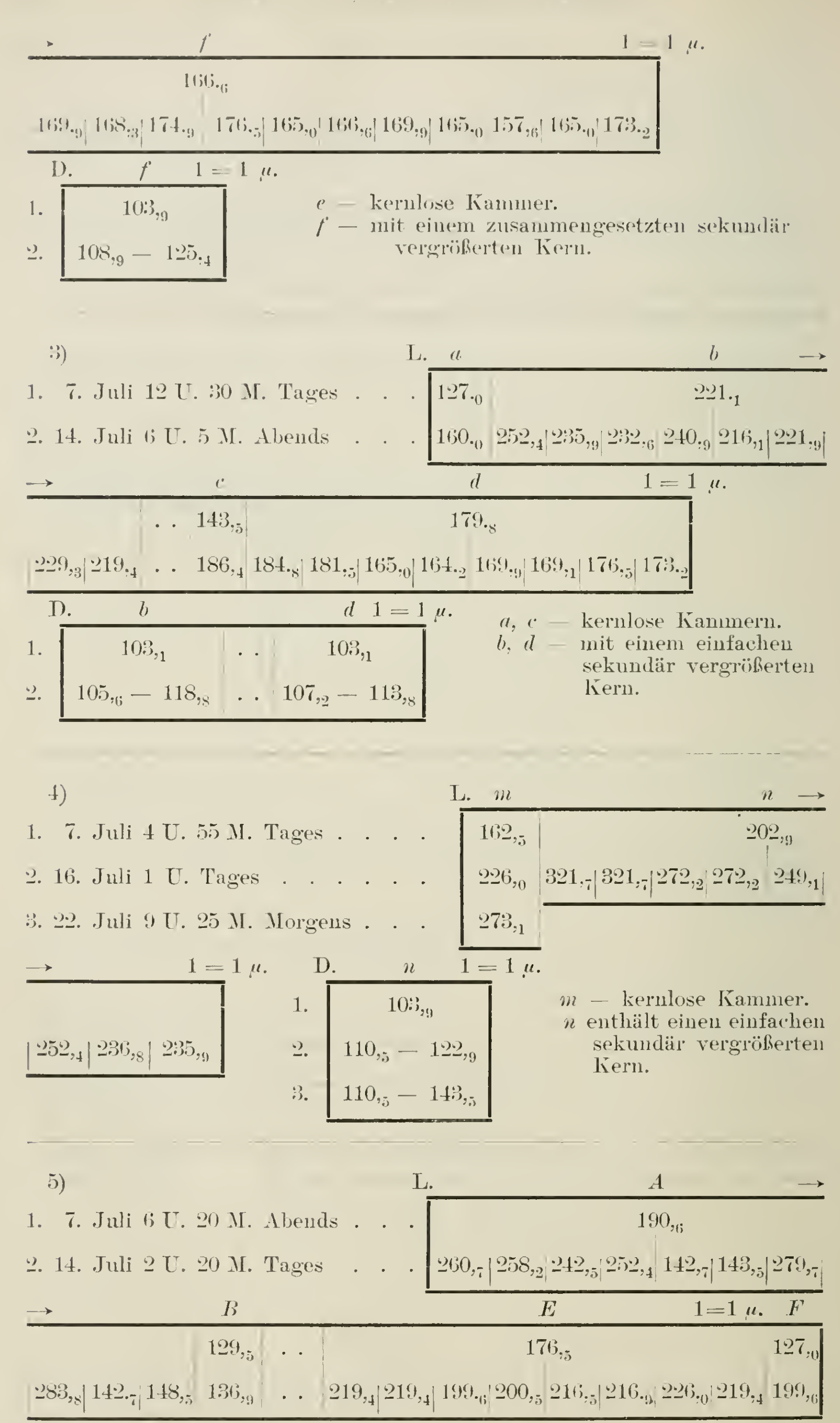
D. *b* 1 = 1 μ.

| | *b* |
|---|---|
| 1. | 103,9 |
| 2. | 117,1 — 138,6 |

*a* — kernlose Kammer.
*b* — besitzt zwei primär vergrößerte Kerne.

2) L. *c* →

| | *c* | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 6. Juli 12 U. 55 M. Tages . . | 122,1 | | | | | |
| 2. 14. Juli 3 U. Tages . . . . . . . | 226,0 | 185,6 | 183,1 | 181,5 | 183,1 | 166,6 |



→ *f* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 166,6 | | | | | | | |
| 169,9 | 168,3 | 174,9 | 176,5 | 165,0 | 166,6 | 169,9 | 165,0 | 157,6 | 165,0 | 173,2 |

D. *f* 1 = 1 μ.

| | *f* |
|---|---|
| 1. | 103,9 |
| 2. | 108,9 — 125,4 |

*e* — kernlose Kammer.
*f* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

3)

| | L. *a* | | | *b* | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 7. Juli 12 U. 30 M. Tages . . . | 127,0 | | | | | 221,1 | |
| 2. 14. Juli 6 U. 5 M. Abends . . . | 160,0 | 252,4 | 235,9 | 232,6 | 240,9 | 216,1 | 221,9 |

→ *c* *d* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | . . | 143,5 | | | | 179,8 | | | | |
| 229,3 | 219,4 | . . | 186,4 | 184,8 | 181,5 | 165,0 | 164,2 | 169,9 | 169,1 | 176,5 | 173,2 |

D. *b* *d* 1 = 1 μ.

| | *b* | | *d* |
|---|---|---|---|
| 1. | 103,1 | . . | 103,1 |
| 2. | 105,6 — 118,8 | . . | 107,2 — 113,8 |

*a*, *c* — kernlose Kammern.
*b*, *d* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

4)

| | L. *m* | | | | *n* | → |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 7. Juli 4 U. 55 M. Tages . . . . | 162,5 | | | | 202,9 | |
| 2. 16. Juli 1 U. Tages . . . . . . | 226,0 | 321,7 | 321,7 | 272,2 | 272,2 | 249,1 |
| 3. 22. Juli 9 U. 25 M. Morgens . . . | 273,1 | | | | | |

→ 1 = 1 μ.

| | | |
|---|---|---|
| 252,4 | 236,8 | 235,9 |

D. *n* 1 = 1 μ.

| | *n* |
|---|---|
| 1. | 103,9 |
| 2. | 110,5 — 122,9 |
| 3. | 110,5 — 143,5 |

*m* — kernlose Kammer.
*n* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

5)

| | L. | | | *A* | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 7. Juli 6 U. 20 M. Abends . . . | | | | 190,6 | | | |
| 2. 14. Juli 2 U. 20 M. Tages . . . | 260,7 | 258,2 | 242,5 | 252,4 | 142,7 | 143,5 | 279,7 |

→ *B* *E* 1=1 μ. *F*

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 129,5 | . . | | | | | 176,5 | | | | 127,0 |
| 283,8 | 142,7 | 148,5 | 136,9 | . . | 219,4 | 219,4 | 199,6 | 200,5 | 216,5 | 216,9 | 226,0 | 219,4 | 199,6 |

| D. | A | | E 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|
| 1. | 103,9 | . . | 104,8 |
| 2. | 111,4 — 122,1 | . . | 113,8 — 122,1 |

*A*, *E* — mit 2 Kernen primärer Vergrößerung.
*B*. *F* — kernlose Kammern.

6) — 10) Diese Fälle waren den vorhergehenden vollkommen ähnlich.

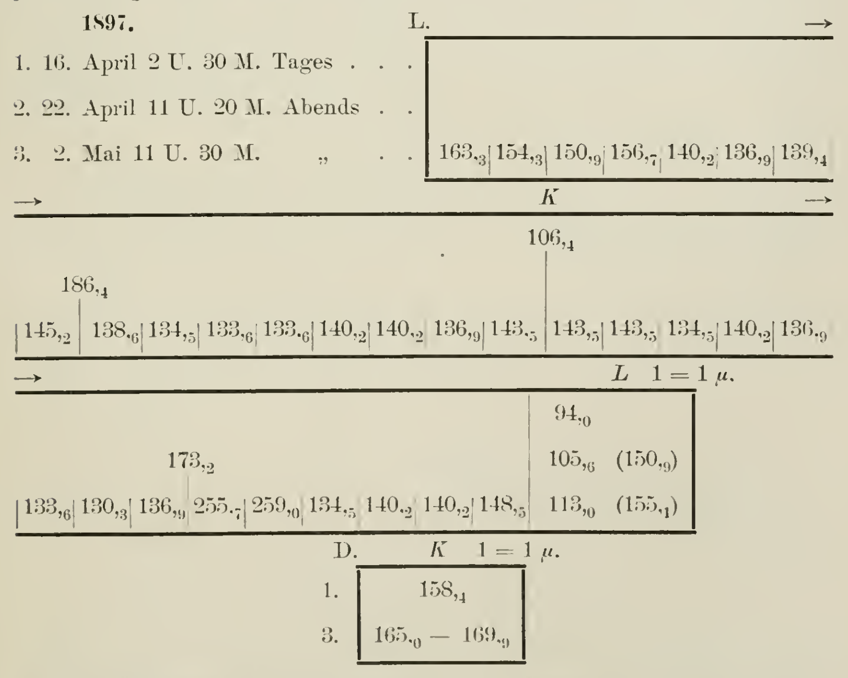
## Tabelle VIII.

*Spirogyra crassa.*

I. Gewöhnliche Zellen haben eine Dicke von 120 μ — 150 μ.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Zum 16. April des Jahres 1897 wurde durch Abkühlung einer sich teilenden gewöhnlichen Zelle ein Tochter-Zellenpaar erhalten, welches aus einer kernlosen Zelle *L* und einer anderen, einen primär vergrößerten Kern enthaltenden Zelle *K* bestand. Von der Zelle *K* stammten dickere Nachkommenzellen ab, welche je einen großen einfachen Kern enthielten.



| 1897. | L. → | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 16. April 2 U. 30 M. Tages . . . | | | | | | | |
| 2. 22. April 11 U. 20 M. Abends . . | | | | | | | |
| 3. 2. Mai 11 U. 30 M. „ . . | 163,3 | 154,3 | 150,9 | 156,7 | 140,2 | 136,9 | 139,4 |

→ K →

(above division) 186,4 — 106,4

| 145,2 | 138,6 | 134,5 | 133,6 | 133,6 | 140,2 | 140,2 | 136,9 | 143,5 | 143,5 | 143,5 | 134,5 | 140,2 | 136,9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|

→ L 1 = 1 μ.

(above division) 173,2

| | | | | | | | | | L |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | 94,0 |
| | | | | | | | | | 105,6 (150,9) |
| 133,6 | 130,3 | 136,9 | 255,7 | 259,0 | 134,5 | 140,2 | 140,2 | 148,5 | 113,0 (155,1) |

| D. | K 1 = 1 μ. |
|---|---|
| 1. | 158,4 |
| 3. | 165,0 — 169,9 |

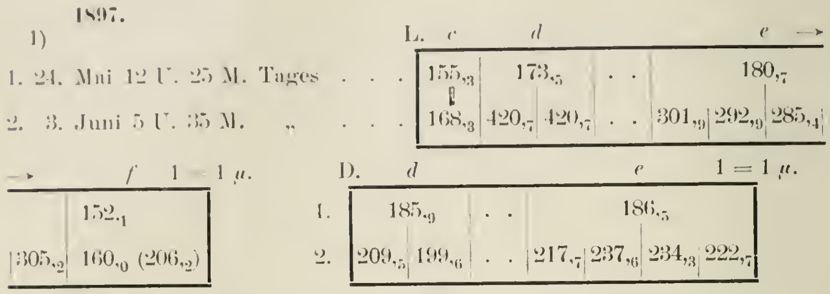
III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Durch Abkühlung sich teilender Nachkommenzellen *K* im Mai desselben Jahres 1897 konnte man von ihnen Tochterzellen

und Kammern erhalten, in welchen der Inhalt an Kernsubstanz sekundär vergrößert war.

1897.

1)



| L. | c | d | | | e → | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 24. Mai 12 U. 25 M. Tages . . . | $155,_3$ | $173,_5$ | | . . | $180,_7$ | | | |
| 2. 3. Juni 5 U. 35 M. „ . . . | $168,_3$ | $420,_7$ | $420,_7$ | . . | $301,_9$ | $292,_9$ | $285,_4$ | |

| → | f 1 = 1 μ. |
|---|---|
| | $152,_1$ |
| $305,_2$ | $160,_0$ ($206,_2$) |

| D. | d | | | e 1 = 1 μ. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | $185,_9$ | | . . | $186,_5$ | | | |
| 2. | $209,_5$ | $199,_6$ | . . | $217,_7$ | $237,_6$ | $234,_3$ | $222,_7$ |

*c* — kernlose Kammer.
*d* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*e* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.
*f* — kernlose Zelle.

2)

| L. | a | b 1 = 1 μ. | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 24. Mai 2 U. 25 M. Tages . . . . | $134,_5$ | $143,_5$ | | | |
| 2. 31. Mai 3 U. 5 M. „ . . . . | $146,_0$ ($160,_0$) | $269,_7$ | | $272,_2$ | |
| 3. 6. Juni 11 U. 45 M. Morgens . . | $143,_5$ ($194,_7$) | $346,_5$ | $336,_6$ | $336,_6$ | $321,_7$ |

| D. | b 1 = 1 μ. | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | $189,_7$ | | | |
| 2. | $193,_0$ | | $193,_0$ | |
| 3. | $212,_0$ | $220,_3$ | $220,_3$ | $205,_4$ |

*a* — kernlose Zelle.

*b* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

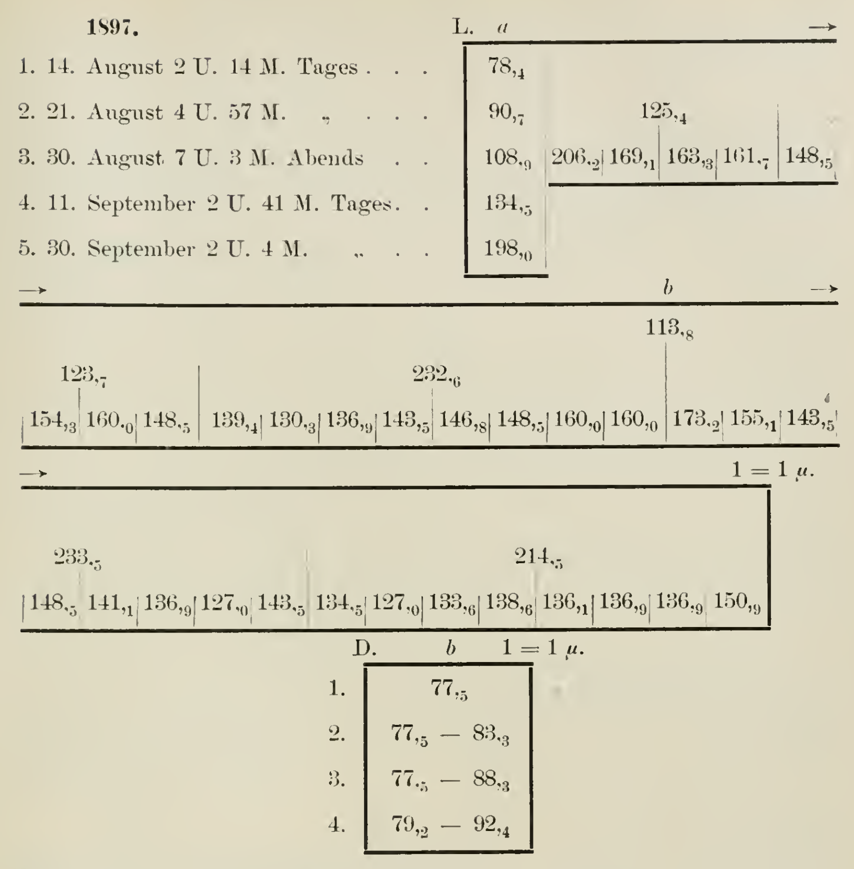
## Tabelle IX.

*Spirogyra majuscula.*

I. Gewöhnliche Zellen von einer Dicke von 55 μ — 75 μ.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Aus einer gewöhnlichen sich teilenden Zelle haben sich nach ihrer Abkühlung gebildet: 1. eine kernlose Kammer *a* und 2. eine andere Kammer *b*, in welcher sich ein einfacher primär vergrößerter Kern befand. Von *b* entstanden ganze Fäden, welche aus Zellen mit einfachen primär vergrößerten Kernen bestanden. Diese Fäden durchlebten glücklich den Winter des Jahres 1897/1898.



**1897.** L. $a$ →

| | L. $a$ | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 14. August 2 U. 14 M. Tages . . . | 78,4 | | | | | |
| 2. 21. August 4 U. 57 M. „ . . . | 90,7 | 125,4 | | | | |
| 3. 30. August 7 U. 3 M. Abends . . | 108,9 | 206,2 | 169,1 | 163,3 | 161,7 | 148,5 |
| 4. 11. September 2 U. 41 M. Tages. . | 134,5 | | | | | |
| 5. 30. September 2 U. 4 M. „ . . | 198,0 | | | | | |

→ $b$ →

113,8

123,7 — 232,6

| 154,3 | 160,0 | 148,5 | 139,4 | 130,3 | 136,9 | 143,5 | 146,8 | 148,5 | 160,0 | 160,0 | 173,2 | 155,1 | 143,5 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|

→ 1 = 1 $\mu$.

233,5 — 214,5

| 148,5 | 141,1 | 136,9 | 127,0 | 143,5 | 134,5 | 127,0 | 133,6 | 138,6 | 136,1 | 136,9 | 136,9 | 150,9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|

D. $b$ 1 = 1 $\mu$.

| | |
|---|---|
| 1. | 77,5 |
| 2. | 77,5 — 83,3 |
| 3. | 77,5 — 88,3 |
| 4. | 79,2 — 92,4 |

## III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Im Juli des Jahres 1898 führten die an den Nachkommenzellen $b$ gemachten Abkühlungsexperimente zur Bildung von Zellen, welche sich durch einen sekundär vergrößerten Inhalt an Kernsubstanz auszeichneten.

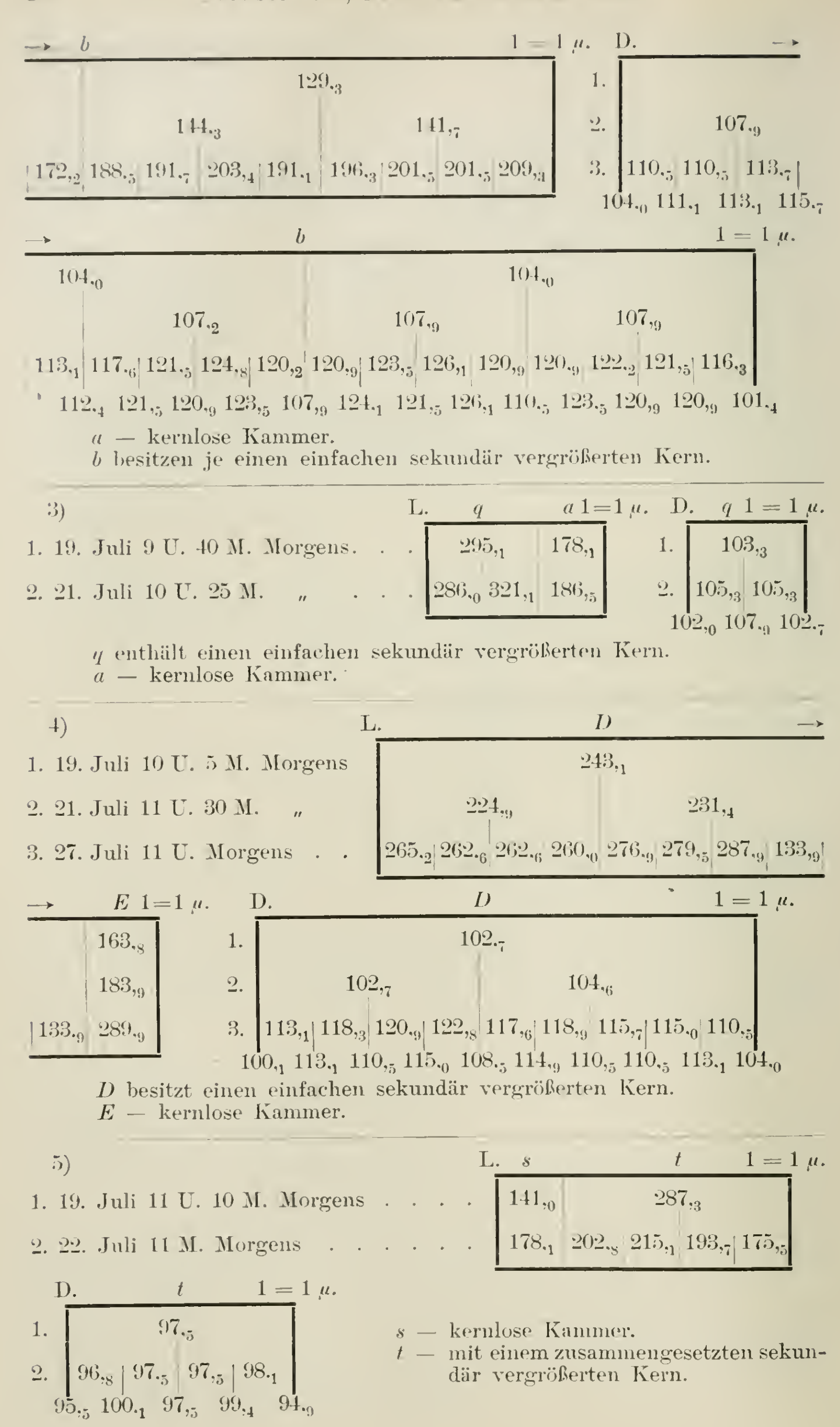
1) **1898.**

| | L. $n$ | $a$ 1 = 1 $\mu$. | | D. | $a$ 1 = 1 $\mu$. | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 19. Juli 9 U. 10 M. Morgens . . | 167,7 | 267,8 | | 1. | 100,7 | |
| 2. 21. Juli 9 U. 55 M. „ . . | 185,9 | 298,3 | 267,8 | 2. | 100,7 | 100,7 |

$n$ — kernlose Kammer.
$a$ enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

2) L. $a$ →

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 19. Juli 9 U. 30 M. Morgens | 167,7 | 128,7 | | | | | | |
| 2. 22. Juli 11 U. 20 M. „ | 211,9 | 120,9 | | | | 126,1 | | |
| 3. 28. Juli 10 U. 40 M. „ | 323,0 | 126,1 | 146,9 | 165,7 | 159,9 | 169,6 | 165,7 | 165,1 |



→ b 1 = 1 μ. D. →

129,3

144,3 141,7

172,2 188,5 191,7 203,4 191,1 196,3 201,5 201,5 209,3

1.

2. 107,9

3. 110,5 110,5 113,7

104,0 111,1 113,1 115,7

→ b 1 = 1 μ.

104,0 104,0

107,2 107,9 107,9

113,1 117,6 121,5 124,8 120,2 120,9 123,5 126,1 120,9 120,9 122,2 121,5 116,3

112,4 121,5 120,9 123,5 107,9 124,1 121,5 126,1 110,5 123,5 120,9 120,9 101,4

*a* — kernlose Kammer.
*b* besitzen je einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

3)

| | L. *q* | | *a* 1=1 μ. |
|---|---|---|---|
| 1. 19. Juli 9 U. 40 M. Morgens . . . | 295,1 | | 178,1 |
| 2. 21. Juli 10 U. 25 M. „ . . . | 286,0 | 321,1 | 186,5 |

D. *q* 1 = 1 μ.

1. 103,3

2. 105,3 105,3

102,0 107,9 102,7

*q* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*a* — kernlose Kammer.

4)

L. *D* →

1. 19. Juli 10 U. 5 M. Morgens — 243,1

2. 21. Juli 11 U. 30 M. „ — 224,9 231,4

3. 27. Juli 11 U. Morgens . . — 265,2 262,6 262,6 260,0 276,9 279,5 287,9 133,9

→ *E* 1=1 μ.

163,8

183,9

133,9 289,9

D. *D* 1 = 1 μ.

1. 102,7

2. 102,7 104,6

3. 113,1 118,3 120,9 122,8 117,6 118,9 115,7 115,0 110,5

100,1 113,1 110,5 115,0 108,5 114,9 110,5 110,5 113,1 104,0

*D* besitzt einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*E* — kernlose Kammer.

5)

| | L. *s* | *t* | | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 19. Juli 11 U. 10 M. Morgens . . . . | 141,0 | 287,3 | | | |
| 2. 22. Juli 11 M. Morgens . . . . . . | 178,1 | 202,8 | 215,1 | 193,7 | 175,5 |

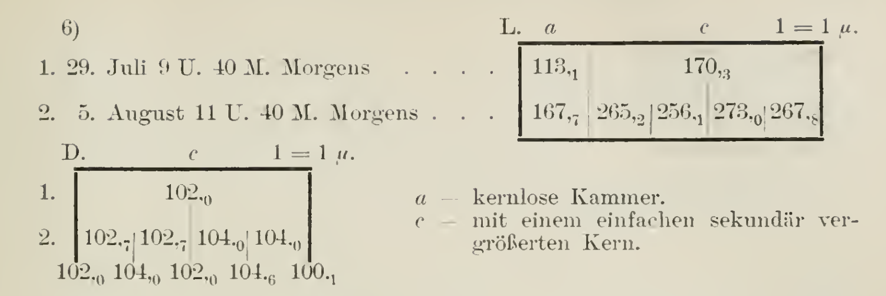
D. *t* 1 = 1 μ.

1. 97,5

2. 96,8 97,5 97,5 98,1

95,5 100,1 97,5 99,4 94,9

*s* — kernlose Kammer.
*t* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.



6)

| | L. a | c | | | | (1 = 1 μ.) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 29. Juli 9 U. 40 M. Morgens | 113,1 | 170,3 | | | | |
| 2. 5. August 11 U. 40 M. Morgens | 167,7 | 265,2 | 256,1 | 273,0 | 267,8 | |

D. c 1 = 1 μ.

| | c | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 102,0 | | | |
| 2. | 102,7 | 102,7 | 104,0 | 104,0 |

102,0 104,0 102,0 104,6 100,1

a — kernlose Kammer.
c — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

## Tabelle X.

*Spirogyra species?*

### I. Gewöhnliche Zellen.

Die Kerne dieser Art haben eine rundliche Form. Die Dicke der Zellen beträgt 90 μ — 120 μ.

### II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Auf gewöhnlichem Wege, durch Abkühlung, wurden im April des Jahres 1898 mehrere Zellen erhalten, welche je einen primär vergrößerten Kern enthielten. Die Nachkommenschaft dieser Zellen bestand aus dickeren Zellen mit einem großen einfachen Kern.

1) **1898.**

| | L. s | | a | (1 = 1 μ.) |
|---|---|---|---|---|
| 1. 26. April 4 U. 10 M. Tages | 120,0 | | 123,2 | |
| 2. 8. Mai 2 U. 30 M. „ | 136,0 | (168,0) | 328,0 | 337,6 |

D. a 1 = 1 μ.

| | a | |
|---|---|---|
| 1. | 119,2 | |
| 2. | 126,4 | 128,8 |

116,8 121,6 121,6

s — kernlose Zelle.
a — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.

2)

| | L. t | | b | | | (1 = 1 μ.) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 27. April 11 U. Morgens | 157,6 | (164,8) | 152,8 | | | |
| 2. 8. Mai 5 U. 20 M. Tages | 164,8 | (185,6) | 276,8 | 273,6 | 241,6 | 251,2 |

D. b 1 = 1 μ.

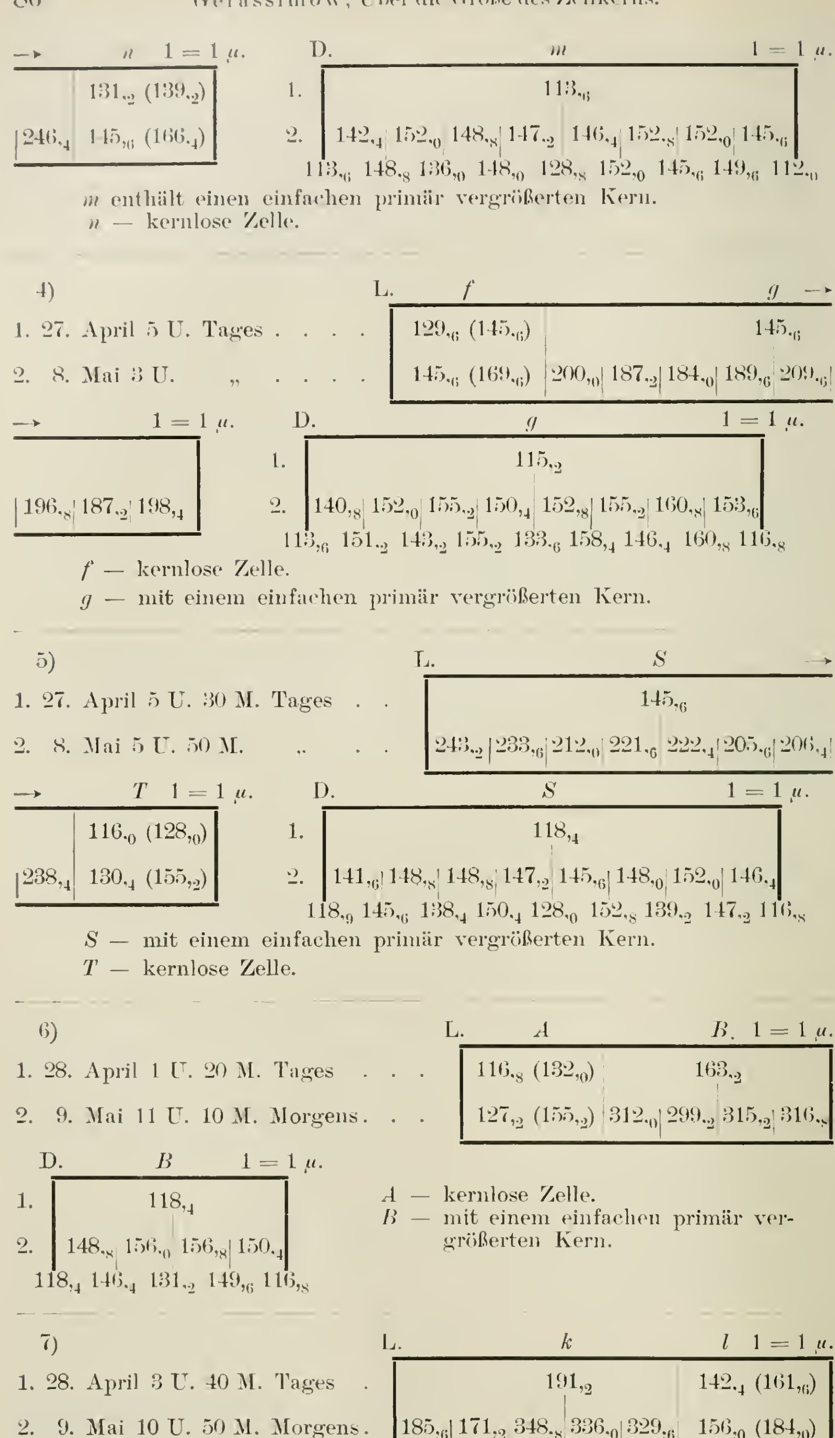
| | b | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 113,6 | | | |
| 2. | 139,2 | 139,2 | 144,0 | 144,0 |

112,0 140,8 131,2 142,9 115,2

t — kernlose Zelle.
b — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.

3)

| | L. m → | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 27. April 4 U. 30 M. Tages | 145,6 | | | | | | |
| 2. 8. Mai 5 U. 50 M. „ | 256,8 | 232,0 | 249,6 | 248,0 | 208,0 | 196,8 | 218,4 |



→ *n* 1 = 1 μ.

| | |
|---|---|
| | 131,2 (139,2) |
| 246,4 | 145,6 (166,4) |

D. *m* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 113,6 | | | | | | | |
| 2. | 142,4 | 152,0 | 148,8 | 147,2 | 146,4 | 152,8 | 152,0 | 145,6 |

113,6 148,8 136,0 148,0 128,8 152,0 145,6 149,6 112,0

*m* enthält einen einfachen primär vergrößerten Kern.
*n* — kernlose Zelle.

4)

1. 27. April 5 U. Tages . . . .
2. 8. Mai 3 U. „ . . . . .

L. *f* *g* →

| *f* | *g* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 129,6 (145,6) | 145,6 | | | | |
| 145,6 (169,6) | 200,0 | 187,2 | 184,0 | 189,6 | 209,6 |

→ 1 = 1 μ.

| | | |
|---|---|---|
| 196,8 | 187,2 | 198,4 |

D. *g* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 115,2 | | | | | | | |
| 2. | 140,8 | 152,0 | 155,2 | 150,4 | 152,8 | 155,2 | 160,8 | 153,6 |

113,6 151,2 143,2 155,2 133,6 158,4 146,4 160,8 116,8

*f* — kernlose Zelle.
*g* — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.

5)

1. 27. April 5 U. 30 M. Tages . .
2. 8. Mai 5 U. 50 M. „ . . .

L. *S* →

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 145,6 | | | | | | |
| 243,2 | 233,6 | 212,0 | 221,6 | 222,4 | 205,6 | 206,4 |

→ *T* 1 = 1 μ.

| | |
|---|---|
| | 116,0 (128,0) |
| 238,4 | 130,4 (155,2) |

D. *S* 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 118,4 | | | | | | | |
| 2. | 141,6 | 148,8 | 148,8 | 147,2 | 145,6 | 148,0 | 152,0 | 146,4 |

118,9 145,6 138,4 150,4 128,0 152,8 139,2 147,2 116,8

*S* — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.
*T* — kernlose Zelle.

6)

1. 28. April 1 U. 20 M. Tages . . .
2. 9. Mai 11 U. 10 M. Morgens . . .

L. *A* *B*. 1 = 1 μ.

| *A* | *B* | | | |
|---|---|---|---|---|
| 116,8 (132,0) | 163,2 | | | |
| 127,2 (155,2) | 312,0 | 299,2 | 315,2 | 316,8 |

D. *B* 1 = 1 μ.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 118,4 | | | |
| 2. | 148,8 | 156,0 | 156,8 | 150,4 |

118,4 146,4 131,2 149,6 116,8

*A* — kernlose Zelle.
*B* — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.

7)

1. 28. April 3 U. 40 M. Tages .
2. 9. Mai 10 U. 50 M. Morgens .

L. *k* *l* 1 = 1 μ.

| *k* | | | | | *l* |
|---|---|---|---|---|---|
| 191,2 | | | | | 142,4 (161,6) |
| 185,6 | 171,2 | 348,8 | 336,0 | 329,6 | 156,0 (184,0) |

D. *k* 1 = 1 µ.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 118,4 | | | | | |
| 2. | 138,4 | 146,4 | 151,2 | 146,4 | 149,6 | |
| | 116,8 | 145,6 | 139,2 | 132,0 | 145,6 | 117,6 |

*k* — mit einem einfachen primär vergrößerten Kern.
*l* — kernlose Zelle.

## III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Durch Abkühlung der sich teilenden Zellen mit einem großen primär vergrößerten Kern im Juli desselben Jahres 1898 konnte man Zellen erhalten, welche sich durch sekundär vergrößerten Inhalt an Kernsubstanz auszeichneten.

1) **1898.**

L. *A* / *B* 1 = 1 µ.

| | *A* | | | | *B* |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 18. Juli 10 U. 5 M. Morgens . . . | 270,4 | | | | 164,8 (184,0) |
| 2. 22. Juli 10 U. 30 M. „ . . . | 334,4 | | 326,4 | | 169,6 (196,8) |
| 3. 28. Juli 10 U. „ . . . | 291,2 | 430,4 | 364,8 | 529,6 | 176,0 (207,2) |

D. *A* 1 = 1 µ.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 136,0 | | | | |
| 2. | 165,6 | | 178,4 | | |
| 3. | 163,2 | 201,6 | 209,6 | 232,0 | |
| | 133,6 | 176,0 | 170,4 | 196,8 | 131,2 |

*A* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*B* — kernlose Zelle.

2)

L. *E* / *F* 1 = 1 µ.

| | *E* | *F* | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 18. Juli 10 U. 20 M. Morgens . . . . . | 192,0 | 295,2 | | | |
| 2. 22. Juli 10 U. 10 M. „ . . . . . | 203,2 | 276,8 | | 291,2 | |
| 3. 28. Juli 11 U. 45 M. „ . . . . . | 209,6 | 400,8 | 347,2 | 420,8 | 256,0 |

D. *F* 1 = 1 µ.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 148,8 | | | | |
| 3. | 148,8 | 152,0 | 172,8 | 158,4 | |
| | 144,0 | 151,2 | 156,0 | 164,8 | 144,8 |

*E* — kernlose Kammer.
*F* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

3)

L. *A* / *B* 1 = 1 µ.

| | *A* | | | *B* |
|---|---|---|---|---|
| 1. 28. Juli 12 U. Tages . . . . . . . | 512,0 | | | 187,2 (222,4) |
| 2. 5. August 10 U. 30 M. Morgens. . . | 776,0 | 340,8 | 376,0 | 197,6 (243,2) |

D. *A* 1 = 1 µ.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 152,8 | | | |
| 2. | 194,0 | 188,8 | 188,8 | |
| | 147,2 | 176,8 | 188,8 | 152,0 |

*A* besitzt einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*B* — kernlose Zelle.

4)

| | L. S | T | D. S |
|---|---|---|---|
| 1. 29. Juli 11 U. 40 M. Morgens. . . | 368,0 | 326,4 | 155,2 |
| 2. 5. August 11 U. 10 M. Morgens . | 555,2 | 339,2 | 158,4 |

1 = 1 $\mu$.

*S* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*T* — kernlose Kammer.

## Tabelle XI.

*Spirogyra majuscula.*

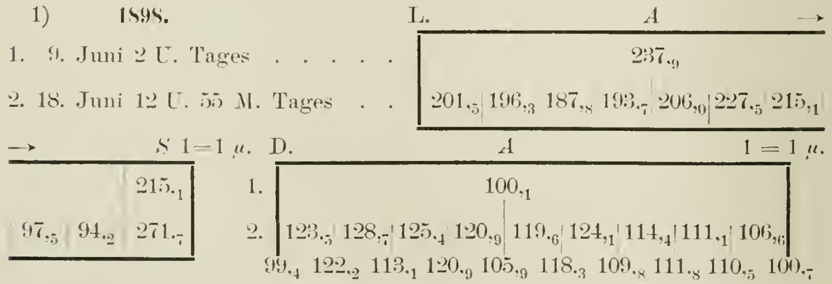
I. Gewöhnliche Zellen von einer Dicke von 55 $\mu$ — 75 $\mu$.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Im Juli 1896 bildeten sich aus einer Zelle von einer Dicke von 76,5 $\mu$ nach ihrer Abkühlung während ihrer Teilung eine kernlose und eine zweikernige Tochterzelle. Von der zweikernigen Zelle entstanden Fäden aus dickeren zweikernigen Zellen von einer Dicke von 109 $\mu$ — 126 $\mu$. Den Winter des Jahres 1896/1897 durchlebten diese Fäden glücklich. Im Mai 1897 kopulierte ein Teil der Fäden untereinander und bildete Zygoten. Bei der Keimung der reifen Zygoten im August desselben Jahres 1897 entstanden Fäden aus Zellen von einer Dicke von 71 $\mu$ — 114 $\mu$ (mittl. 97 $\mu$), welche je einen Kern, jedoch von größeren Dimensionen, als in den gewöhnlichen Zellen, besaßen [1]. Diese letzteren Fäden hatten ein befriedigendes Aussehen und lebten bis zum Sommer des Jahres 1898.

III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Im Frühling und Sommer des Jahres 1898 wurden nach der gewöhnlichen Abkühlungsmethode aus sich teilenden Zellen mit großen einfachen Kernen, die aus dem Material, welches überwintert, genommen waren, Zellen erhalten, in welchen der Inhalt an Kernsubstanz sekundär vergrößert war.



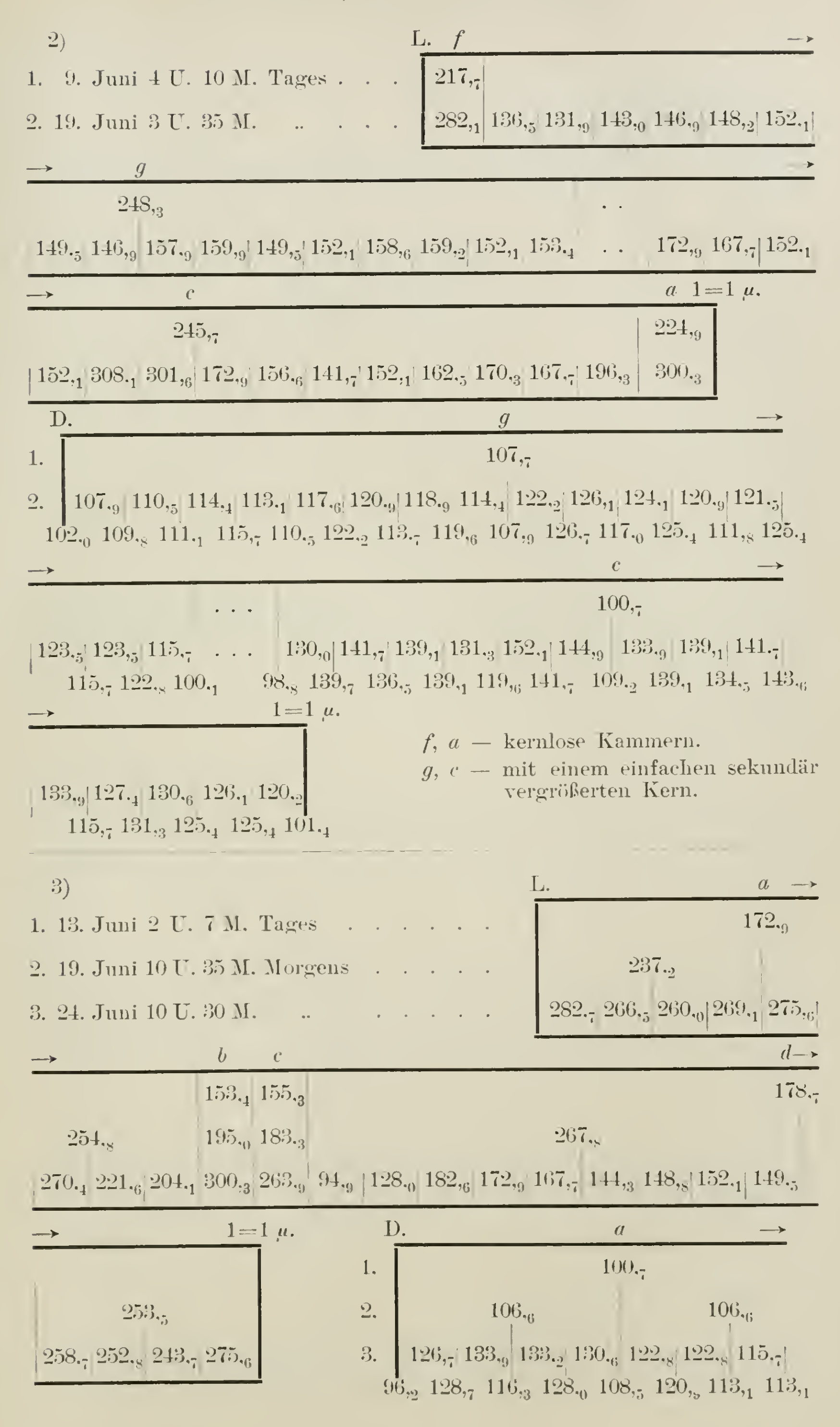
1) **1898.**

| | L. A | L. S | D. A |
|---|---|---|---|
| 1. 9. Juni 2 U. Tages . . . . . | 237,9 | 215,1 | 100,1 |
| 2. 18. Juni 12 U. 55 M. Tages . . | 201,5 \| 196,3 187,8 193,7 206,0 \| 227,5 215,1 | 97,5 \| 94,2 271,7 | 123,5 128,7 \| 125,4 120,9 \| 119,6 \| 124,1 \| 114,4 \| 111,1 \| 106,6 99,4 122,2 113,1 120,9 105,9 118,3 109,8 111,8 110,5 100,7 |

1 = 1 $\mu$.

*A* enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.
*S* — kernlose Kammer.

[1]) J. J. Gerassimow. Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. (Zur Frage über die Vererbung erworbener Eigenschaften). Bulletin de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. 1897. Nr. 3.



2) L. *f* →

1. 9. Juni 4 U. 10 M. Tages . . . | 217,7 |

2. 19. Juni 3 U. 35 M. .. . . . . | 282,1 | 136,5 131,9 143,0 146,9 148,2 | 152,1 |

→ *g* →

248,3 . .

149,5 146,9 157,9 159,9 | 149,5 | 152,1 158,6 159,2 | 152,1 153,4 . . 172,9 167,7 | 152,1

→ *c* *a* 1 = 1 μ.

245,7 | 224,9

| 152,1 308,1 301,6 | 172,9 156,6 141,7 | 152,1 | 162,5 170,3 167,7 | 196,3 | 300,3 |

D. *g* →

1. 107,7

2. 107,9 110,5 114,4 113,1 117,6 | 120,9 | 118,9 114,4 | 122,2 | 126,1 | 124,1 | 120,9 | 121,5 |

102,0 109,8 111,1 115,7 110,5 122,2 113,7 119,6 107,9 126,7 117,0 125,4 111,8 125,4

→ *c* →

. . . 100,7

| 123,5 | 123,5 115,7 . . . 130,0 | 141,7 | 139,1 131,3 152,1 | 144,9 133,9 | 139,1 | 141,7 |

115,7 122,8 100,1 98,8 139,7 136,5 139,1 119,6 141,7 109,2 139,1 134,5 143,6

→ 1 = 1 μ.

| 133,9 | 127,4 130,6 126,1 120,2 |

115,7 131,3 125,4 125,4 101,4

*f*, *a* — kernlose Kammern.

*g*, *c* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

3) L. *a* →

1. 13. Juni 2 U. 7 M. Tages . . . . . . . 172,9

2. 19. Juni 10 U. 35 M. Morgens . . . . . 237,2

3. 24. Juni 10 U. 30 M. .. . . . . . . 282,7 266,5 260,0 | 269,1 | 275,6 |

→ *b* *c* *d* →

153,4 155,3 178,7

254,8 195,0 183,3 267,8

270,4 221,6 | 204,1 300,3 | 263,9 | 94,9 | 128,0 182,6 172,9 167,7 144,3 148,8 | 152,1 | 149,5

→ 1 = 1 μ. D. *a* →

| 253,5 |

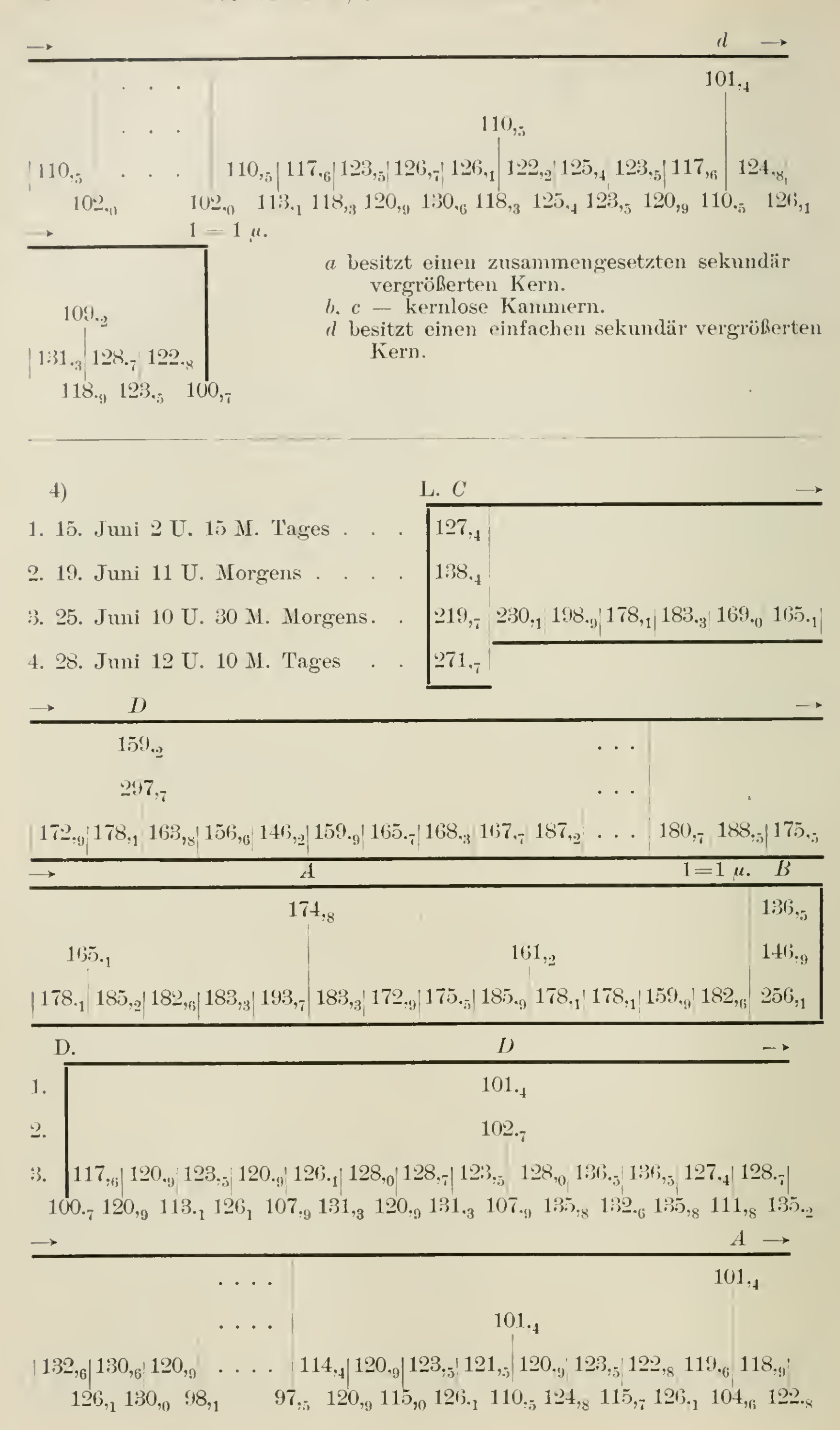
| 258,7 252,8 243,7 275,6 |

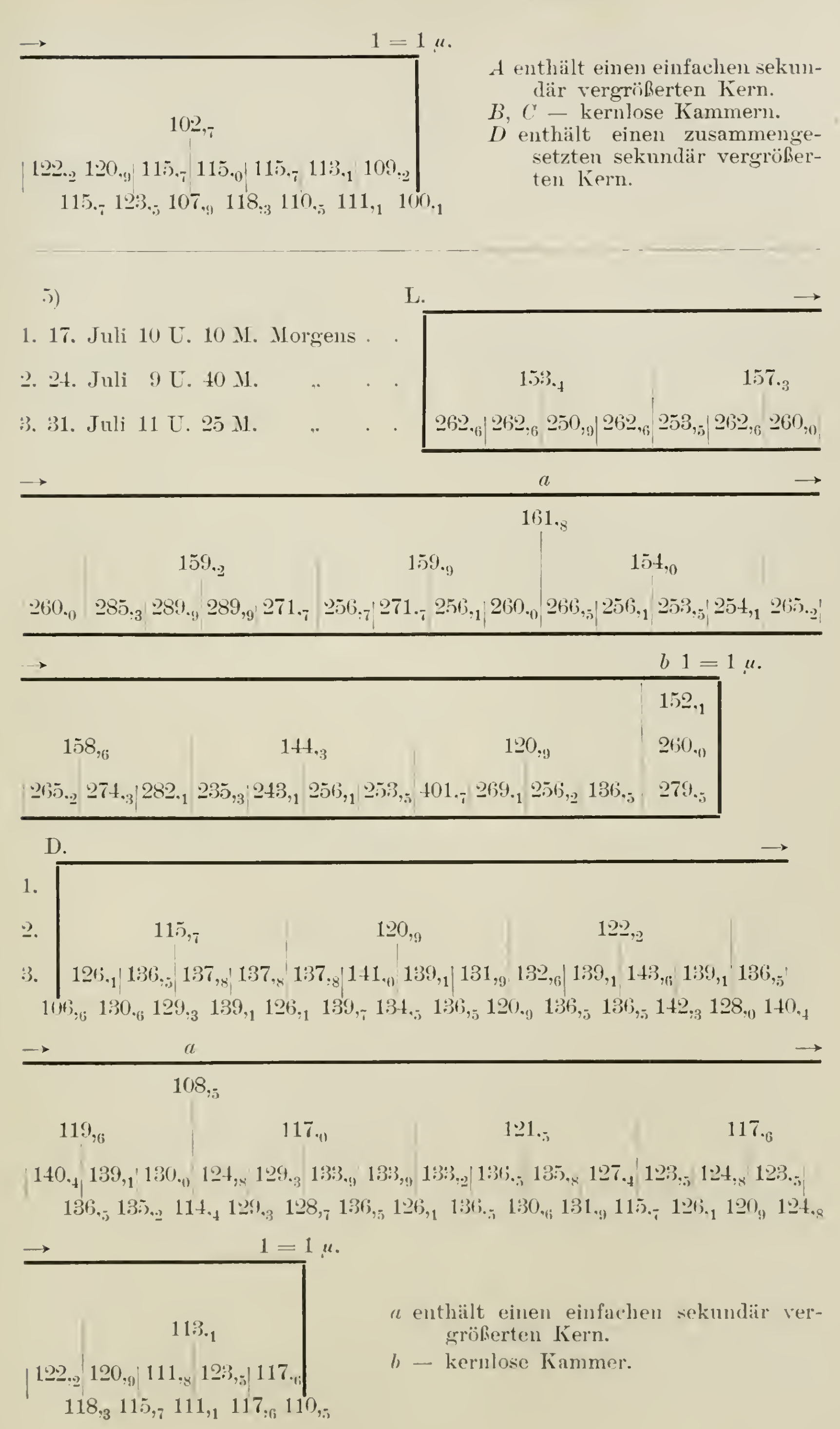
1. 100,7

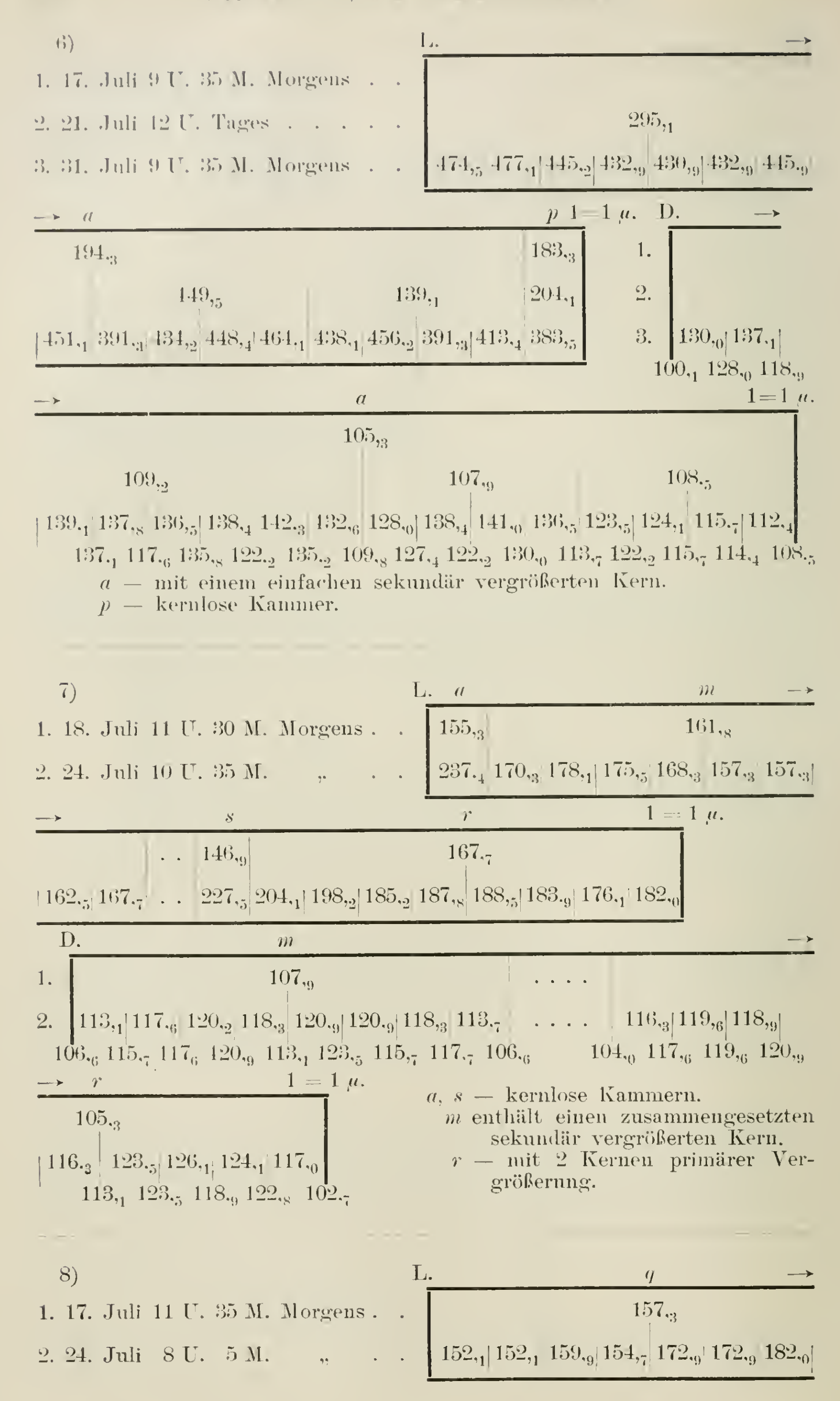
2. 106,6 106,6

3. 126,7 133,9 | 133,2 130,6 122,8 | 122,8 115,7 |

96,2 128,7 116,3 128,0 108,5 120,5 113,1 113,1


d
101,4
110,5
110,5 . . . 110,5 117,6 123,5 126,7 126,1 122,2 125,4 123,5 117,6 124,8
102,0 102,0 113,1 118,3 120,9 130,6 118,3 125,4 123,5 120,9 110,5 126,1
1 = 1 μ.
109,2
131,3 128,7 122,8
118,9 123,5 100,7
a besitzt einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.
b, c — kernlose Kammern.
d besitzt einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
4)
L. C
1. 15. Juni 2 U. 15 M. Tages . . . 127,4
2. 19. Juni 11 U. Morgens . . . . 138,4
3. 25. Juni 10 U. 30 M. Morgens. . 219,7 230,1 198,9 178,1 183,3 169,0 165,1
4. 28. Juni 12 U. 10 M. Tages . . 271,7
D
159,2 . . .
297,7 . . .
172,9 178,1 163,8 156,6 146,2 159,9 165,7 168,3 167,7 187,2 . . . 180,7 188,5 175,5
A 1=1 μ. B
174,8 136,5
165,1 161,2 146,9
178,1 185,2 182,6 183,3 193,7 183,3 172,9 175,5 185,9 178,1 178,1 159,9 182,6 256,1
D. D
1. 101,4
2. 102,7
3. 117,6 120,9 123,5 120,9 126,1 128,0 128,7 123,5 128,0 136,5 136,5 127,4 128,7
100,7 120,9 113,1 126,1 107,9 131,3 120,9 131,3 107,9 135,8 132,6 135,8 111,8 135,2
A
. . . . 101,4
. . . . 101,4
132,6 130,6 120,9 . . . . 114,4 120,9 123,5 121,5 120,9 123,5 122,8 119,6 118,9
126,1 130,0 98,1 97,5 120,9 115,0 126,1 110,5 124,8 115,7 126,1 104,6 122,8


1 = 1 μ.
102,7
122,2 120,9 115,7 115,0 115,7 113,1 109,2
115,7 123,5 107,9 118,3 110,5 111,1 100,1
A enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
B, C — kernlose Kammern.
D enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.
5)
L.
1. 17. Juli 10 U. 10 M. Morgens . .
2. 24. Juli 9 U. 40 M. „ . .
3. 31. Juli 11 U. 25 M. „ . .
153,4
157,3
262,6 262,6 250,9 262,6 253,5 262,6 260,0
a
161,8
159,2
159,9
154,0
260,0 285,3 289,9 289,9 271,7 256,7 271,7 256,1 260,0 266,5 256,1 253,5 254,1 265,2
b 1 = 1 μ.
152,1
158,6
144,3
120,9
260,0
265,2 274,3 282,1 235,3 243,1 256,1 253,5 401,7 269,1 256,2 136,5 279,5
D.
1.
2.
115,7
120,9
122,2
3.
126,1 136,5 137,8 137,8 137,8 141,0 139,1 131,9 132,6 139,1 143,6 139,1 136,5
106,6 130,6 129,3 139,1 126,1 139,7 134,5 136,5 120,9 136,5 136,5 142,3 128,0 140,4
a
108,5
119,6
117,0
121,5
117,6
140,4 139,1 130,0 124,8 129,3 133,9 133,9 133,2 136,5 135,8 127,4 123,5 124,8 123,5
136,5 135,2 114,4 129,3 128,7 136,5 126,1 136,5 130,6 131,9 115,7 126,1 120,9 124,8
1 = 1 μ.
113,1
122,2 120,9 111,8 123,5 117,6
118,3 115,7 111,1 117,6 110,5
a enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
b — kernlose Kammer.



6) L. →

1. 17. Juli 9 U. 35 M. Morgens . .
2. 21. Juli 12 U. Tages . . . . .
3. 31. Juli 9 U. 35 M. Morgens . .

2. 295,1
3. 474,5 477,1 | 445,2 | 432,9 | 430,9 | 432,9 445,9

→ *a* *p* 1 = 1 μ.

1. 194,3 183,3
2. 149,5 139,1 | 204,1
3. | 451,1 391,3 | 434,2 | 448,4 | 464,1 438,1 | 456,2 391,3 | 413,4 383,5

D. →

1.
2.
3. | 130,0 | 137,1 |
100,1 128,0 118,9

→ *a* 1 = 1 μ.

105,3
109,2 107,9 108,5
| 139,1 137,8 136,5 | 138,4 142,3 132,6 128,0 | 138,4 | 141,0 136,5 123,5 | 124,1 115,7 | 112,4 |
137,1 117,6 135,8 122,2 135,2 109,8 127,4 122,2 130,0 113,7 122,2 115,7 114,4 108,5

*a* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*p* — kernlose Kammer.

7) L. *a* *m* →

1. 18. Juli 11 U. 30 M. Morgens . .
2. 24. Juli 10 U. 35 M. „ . .

1. 155,3 161,8
2. 237,4 170,3 178,1 | 175,5 168,3 157,3 157,3 |

→ *s* *r* 1 = 1 μ.

1. . . 146,9 | 167,7
2. | 162,5 | 167,7 . . 227,5 | 204,1 | 198,2 | 185,2 187,8 | 188,5 | 183,9 | 176,1 182,0 |

D. *m* →

1. 107,9 . . . .
2. | 113,1 | 117,6 120,2 118,3 | 120,9 | 120,9 | 118,3 113,7 . . . . 116,3 | 119,6 | 118,9 |
106,6 115,7 117,6 120,9 113,1 123,5 115,7 117,7 106,6 104,0 117,6 119,6 120,9

→ *r* 1 = 1 μ.

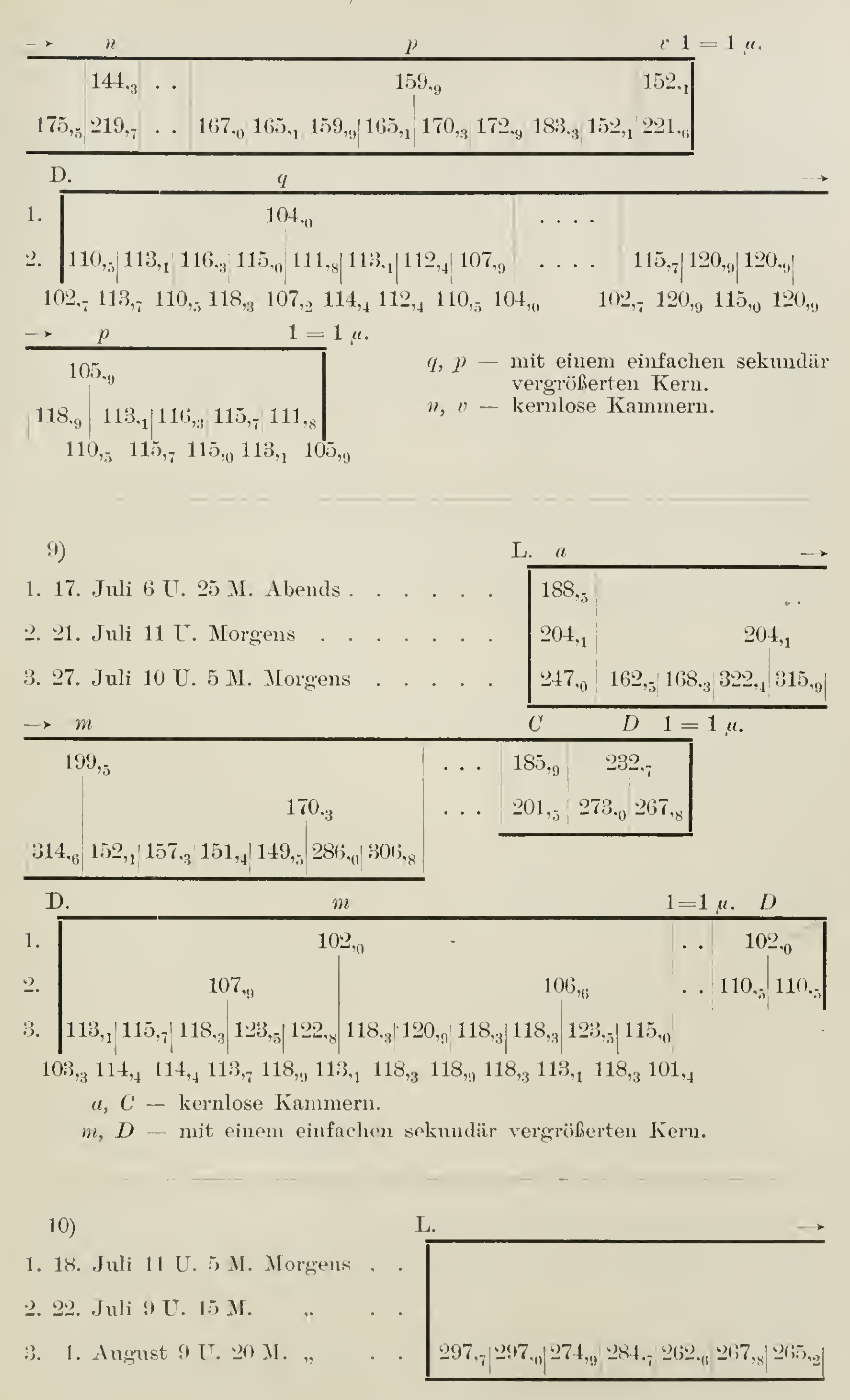
105,3
| 116,3 | 123,5 | 126,1 | 124,1 117,0 |
113,1 123,5 118,9 122,8 102,7

*a*, *s* — kernlose Kammern.
*m* enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.
*r* — mit 2 Kernen primärer Vergrößerung.

8) L. *q* →

1. 17. Juli 11 U. 35 M. Morgens . .
2. 24. Juli 8 U. 5 M. „ . .

1. 157,3
2. 152,1 | 152,1 159,9 | 154,7 | 172,9 172,9 182,0 |



→ *n* *p* *v* 1 = 1 μ.

144,3 . . 159,9 152,1

175,5 219,7 . . 167,0 165,1 159,9 165,1 170,3 172,9 183,3 152,1 221,6

D. *q* →

1. 104,0 . . . .

2. 110,5 113,1 116,3 115,0 111,8 113,1 112,4 107,9 . . . . 115,7 120,9 120,9

102,7 113,7 110,5 118,3 107,2 114,4 112,4 110,5 104,0 102,7 120,9 115,0 120,9

→ *p* 1 = 1 μ.

105,9

118,9 113,1 116,3 115,7 111,8

110,5 115,7 115,0 113,1 105,9

*q, p* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*n, v* — kernlose Kammern.

9) L. *a* →

1. 17. Juli 6 U. 25 M. Abends . . . . . . 188,5 . .

2. 21. Juli 11 U. Morgens . . . . . . . 204,1 204,1

3. 27. Juli 10 U. 5 M. Morgens . . . . . 247,0 162,5 168,3 322,4 315,9

→ *m* *C* *D* 1 = 1 μ.

199,5 . . . 185,9 232,7

170,3 . . . 201,5 273,0 267,8

314,6 152,1 157,3 151,4 149,5 286,0 306,8

D. *m* 1=1 μ. *D*

1. 102,0 . . 102,0

2. 107,9 106,6 . . 110,5 110,5

3. 113,1 115,7 118,3 123,5 122,8 118,3 120,9 118,3 118,3 123,5 115,0

103,3 114,4 114,4 113,7 118,9 113,1 118,3 118,9 118,3 113,1 118,3 101,4

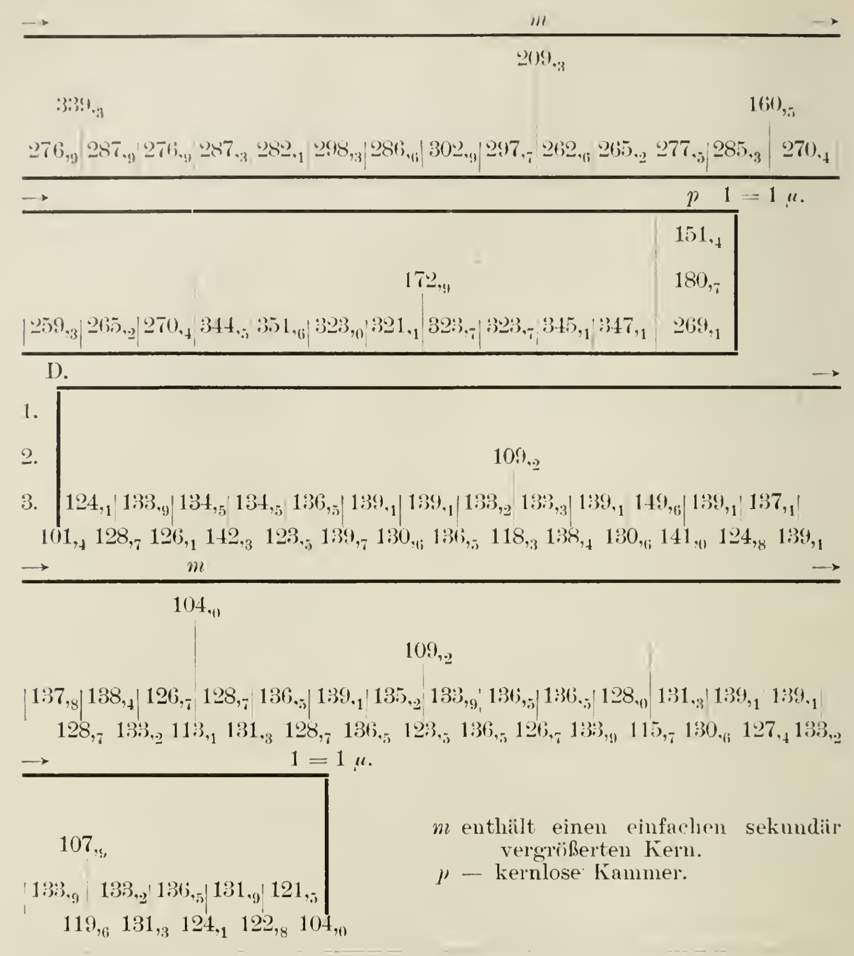
*a, C* — kernlose Kammern.
*m, D* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

10) L. →

1. 18. Juli 11 U. 5 M. Morgens . .

2. 22. Juli 9 U. 15 M. „ . .

3. 1. August 9 U. 20 M. „ . . 297,7 297,0 274,9 284,7 262,6 267,8 265,2




11)—70) In diesen Fällen wurden eben solche Resultate erhalten, wie in den vorhergehenden.

## Tabelle XII.

*Spirogyra bellis.*

I. Gewöhnliche Zellen von einer Dicke von 60 μ — 73 μ.

II. Primäre Vergrößerung der Kerne.

Im Frühling des Jahres 1899 wurden nach der Abkühlungsmethode Zellen erhalten, welche je einen primär vergrößerten Kern enthielten. Von diesen Zellen entstand eine zahlreiche Nachkommenschaft aus eben solchen, jedoch schon dickeren Zellen[1]).

[1]) J. J. Gerassimow. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (Bulletin de la Soc. Imp. des Naturialistes de Moscou. 1901. Nr. 1 u. 2.)

### III. Sekundäre Vergrößerung des Inhalts an Kernsubstanz in der Zelle.

Die dickeren Nachkommenzellen, welche je einen großen einfachen Kern besitzen, dienten in demselben Jahre 1899 und im folgenden Jahre 1900 als Objekt für die Abkühlungsexperimente und bildeten Zellen, in welchen der Inhalt an Kernmasse sekundär vergrößert war.

1) **1899.**

L. *a* *c* 1 = 1 *μ*.

| | *a* | *c* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 17. Mai 1 U. 50 M. Tages | 74,1 | 71,5 | | | | |
| 2. 19. Mai 10 U. 35 M. Morgens | 84,5 | 150,8 | | | | |
| 3. 21. Mai 4 U. 50 M. Tages | 102,7 | 167,0 | | 172,9 | | |
| 4. 24. Mai 6 U. 15 M. Abends | 125,7 | 146,9 | 159,9 | 123,5 | 118,3 | 217,1 |

D. *c* 1 = 1 *μ*.

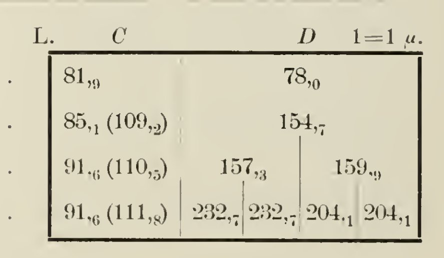
| | *c* | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 96,2 | | | | | |
| 2. | 98,8 | | | | | |
| 3. | 103,3 | | 101,4 | | | |
| 4. | 109,8 | 113,1 | 104,0 | 104,6 | 100,7 | |
| | 97,5 | 110,5 | 102,7 | 104,0 | 105,9 | 97,5 |

*a* — kernlose Kammer.

*c* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

2)

L. *C* *D* 1 = 1 *μ*.



| | *C* | *D* | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 17. Mai 2 U. 15 M. Tages | 81,9 | 78,0 | | | |
| 2. 19. Mai 10 U. 50 M. Morgens | 85,1 (109,2) | 154,7 | | | |
| 3. 21. Mai 5 U. 15 M. Tages | 91,6 (110,5) | 157,3 | | 159,9 | |
| 4. 25. Mai 3 U. 30 M. „ | 91,6 (111,8) | 232,7 | 232,7 | 204,1 | 204,1 |

D. *D* 1 = 1 *μ*.

| | *D* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 88,4 | | | | |
| 2. | 89,0 | | | | |
| 3. | 92,3 | | 93,6 | | |
| 4. | 105,9 | 111,8 | 112,4 | 105,3 | |
| | 87,1 | 104,6 | 104,4 | 107,9 | 89,7 |

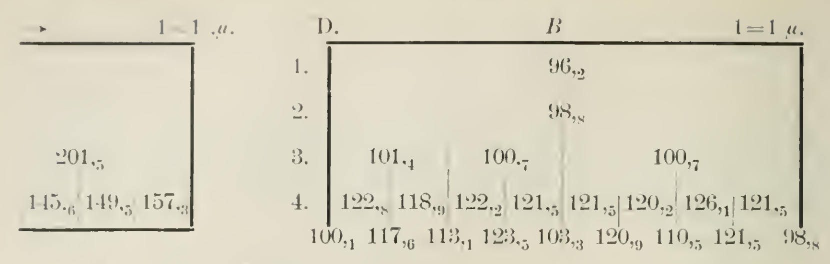
*C* — kernlose Zelle.

*D* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

3)

L. *A* *B* →

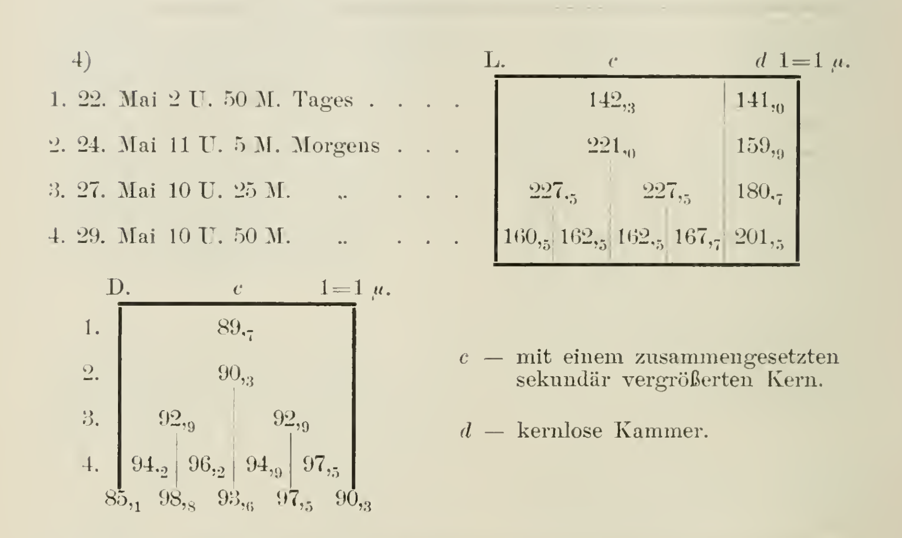
| | *A* | *B* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 17. Mai 2 U. 20 M. Tages | 74,1 | 77,3 | | | | |
| 2. 19. Mai 12 U. 10 M. Tages | 89,0 | 167,7 | | | | |
| 3. 22. Mai 9 U. 50 M. Morgens | 107,2 | 104,6 | | 100,1 | | |
| 4. 25. Mai 5 U. 35 M. Tages | 127,4 | 170,9 | 155,3 | 144,3 | 147,5 | 142,3 |



| → | | 1=1 μ. |
|---|---|---|
| | | |
| | | |
| 201,5 | | |
| 145,6 | 149,5 | 157,3 |

| D. | B | | | | | | | | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 96,2 | | | | | | | | |
| 2. | 98,8 | | | | | | | | |
| 3. | 101,4 | | 100,7 | | | | 100,7 | | |
| 4. | 122,8 | 118,9 | 122,2 | 121,5 | 121,5 | 120,2 | 126,1 | 121,5 | |
| | 100,1 | 117,6 | 113,1 | 123,5 | 103,3 | 120,9 | 110,5 | 121,5 | 98,8 |

*A* — kernlose Kammer.
*B* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.



4)

1. 22. Mai 2 U. 50 M. Tages . . . .
2. 24. Mai 11 U. 5 M. Morgens . . .
3. 27. Mai 10 U. 25 M. „ . . .
4. 29. Mai 10 U. 50 M. „ . . .

| L. | c | | | | d 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 142,3 | | | | 141,0 |
| 2. | 221,0 | | | | 159,9 |
| 3. | 227,5 | | 227,5 | | 180,7 |
| 4. | 160,5 | 162,5 | 162,5 | 167,7 | 201,5 |

| D. | c | | | | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 89,7 | | | | |
| 2. | 90,3 | | | | |
| 3. | 92,9 | | 92,9 | | |
| 4. | 94,2 | 96,2 | 94,9 | 97,5 | |
| 85,1 | 98,8 | 93,6 | 97,5 | 90,3 | |

*c* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

*d* — kernlose Kammer.

5)

1. 25. Mai 11 U. 35 M. Morgens . .
2. 27. Mai 12 U. 15 M. Tages . . .
3. 29. Mai 2 U. 50 M. „ . . .

| L. | A | | B | | C | | D → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 101,4 | | 89,7 | . . | 102,7 | | 85,1 |
| 2. | 196,9 | | 96,8 | . . | 183,9 | | 131,3 |
| 3. | 154,7 | 154,0 | 107,9 | . . | 139,1 | 144,9 | 172,2 |

| → | K | | L 1=1 μ. |
|---|---|---|---|
| . . | 100,7 | | 87,7 |
| . . | 189,1 | | 94,9 |
| . . | 141,7 | 139,1 | 107,9 |

| D. | A | | | K | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 100,1 | | . . . | 105,3 | |
| 2. | 104,6 | | . . . | 107,9 | |
| 3. | 106,6 | 105,3 | . . . | 109,2 | 109,2 |

*B*, *D*, *L* — kernlose Kammern.
*A* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.
*C* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*K* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

6)

L.

| | r | s | | u → |
|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 10 U. Morgens . . . | 128,7 | 115,7 (130,0) | . . | 130,0 |
| 2. 2. Juni 2 U. 35 M. Tages . | 250,9 | 127,4 (157,3) | . . | 154,0 |
| 3. 4. Juni 4 U. 15 M. „ . | 200,2 \| 185,5 | 129,3 (159,9) | . . | 162,5 |
| 4. 10. Juni 4 U. Tages . . . . | 292,5 \| 267,8 \| 246,3 \| 246,3 | 131,3 (165,1) | . . | 174,8 |

| → v 1=1 μ. |
|---|
| 126,1 |
| 314,6 |
| 267,8 \| 248,3 |
| 287,3 \| 341,2 \| 355,5 \| 352,3 |

D.

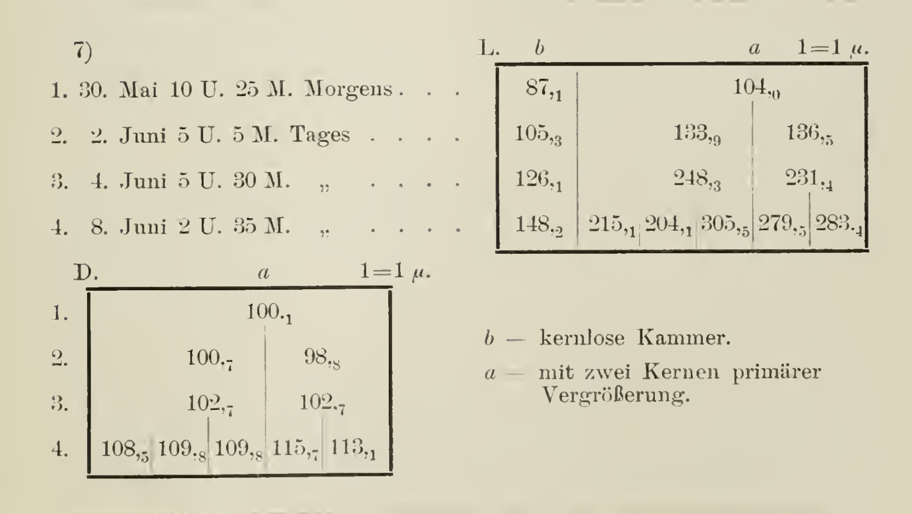
| | r | | v 1=1 μ. |
|---|---|---|---|
| 1. | 101,4 | . . | 102,7 |
| 2. | 102,7 | . . | 104,6 |
| 3. | 104,6 \| 107,2 | . . | 105,3 \| 105,3 |
| 4. | 124,8 \| 133,2 \| 134,5 \| 127,4 | . . | 109,2 \| 112,4 \| 120,2 \| 115,7 |
| | 94,9 127,4 114,4 130,6 100,1 | | 102,7 107,9 108,5 111,8 101,4 |

*r* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.

*s* — kernlose Zelle.

*u* — „ Kammer.

*v* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.



7)

L.

| | b | a 1=1 μ. |
|---|---|---|
| 1. 30. Mai 10 U. 25 M. Morgens . . . | 87,1 | 104,0 |
| 2. 2. Juni 5 U. 5 M. Tages . . . . | 105,3 | 133,9 \| 136,5 |
| 3. 4. Juni 5 U. 30 M. „ . . . . | 126,1 | 248,3 \| 231,4 |
| 4. 8. Juni 2 U. 35 M. „ . . . . | 148,2 | 215,1 \| 204,1 \| 305,5 \| 279,5 \| 283,4 |

D.

| | a 1=1 μ. |
|---|---|
| 1. | 100,1 |
| 2. | 100,7 \| 98,8 |
| 3. | 102,7 \| 102,7 |
| 4. | 108,5 \| 109,8 \| 109,8 \| 115,7 \| 113,1 |

*b* — kernlose Kammer.

*a* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.

8)

L.

| | a | b → |
|---|---|---|
| 1. 30. Mai 10 U. 50 M. Morgens . . | 99,4 | 103,3 |
| 2. 2. Juni 10 U. 10 M. „ . . | 102,0 (128,7) | 209,9 |
| 3. 4. Juni 9 U. 20 M. „ . . | 104,0 (130,6) | 154,7 \| 155,3 |
| 4. 9. Juni 3 U. 10 M. Tages . . . | 105,9 (137,8) | 391,3 \| 120,9 \| 103,3 \| 100,7 |

| → | | c | d 1=1 μ. |
|---|---|---|---|
| | . . | 110,5 | 89,7 |
| | . . | 211,9 | 92,3 (119,6) |
| | . . | 172,2 159,9 | 94,9 (122,8) |
| 123,5 | . . | 291,8 270,4 400,4 | 97,5 (126,1) |

| D. | d 1=1 μ. |
|---|---|
| 1. | 98,8 |
| 2. | 100,1 |
| 3. | 101,4 103,3 |
| 4. | 114,4 119,6 113,7 |
| | 96,2 122,2 107,2 98,8 |

*a*, *d* — kernlose Zellen.
*b* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.
*c* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

9)

| | L. *m* | *p* 1=1 μ. |
|---|---|---|
| 1. 30. Mai 11 U. 35 M. Morgens | 170,9 (183,9) | 219,7 |
| 2. 2. Juni 5 U. Tages . . . | 176,1 (191,1) | 206,7 226,8 |
| 3. 4. Juni 5 U. 15 M. Tages . | 178,1 (202,8) | 323,7 362,0 |

| D. | *p* 1=1 μ. |
|---|---|
| 1. | 96,2 |
| 2. | 100,1 96,2 |
| 3. | 100,1 97,5 |

*m* — kernlose Zelle.
*p* — enthält zwei primär vergrößerte Kerne.

10)

| | L. *c* | *d* → |
|---|---|---|
| 1. 30. Mai 2 U. 30 M. Tages . . . . | 126,1 | 120,9 |
| 2. 2. Juni 11 U. 5 M. Morgens . . . | 144,3 | 131,9 |
| 3. 4. Juni 11 U. 4 M. „ . . . | 155,3 | 250,9 |
| 4. 8. Juni 11 U. 50 M. „ . . . | 188,5 | 183,9 178,1 188,5 189,1 193,7 |

| → 1=1 μ. |
|---|
| |
| 135,2 |
| 256,7 |
| 191,1 187,2 199,5 |

| D. | *d* 1=1 μ. |
|---|---|
| 1. | 97,5 |
| 2. | 97,5 98,1 |
| 3. | 100,1 102,7 |
| 4. | 107,9 107,9 112,4 111,8 122,2 127,4 125,4 119,6 |

*c* — kernlose Kammer.
*d* enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

11)

| | L. *T* | *S* 1=1 μ. |
|---|---|---|
| 1. 30. Mai 2 U. 50 M. Tages . . . | 115,7 | 111,1 |
| 2. 2. Juni 11 U. 10 M. Morgens . | 248,3 | 133,9 |
| 3. 4. Juni 11 U. 15 M. „ . | 230,1 208,6 | 141,0 |

| D. | *T* 1=1 μ. |
|---|---|
| 1. | 99,4 |
| 2. | 100,1 |
| 3. | 100,7 100,7 |

*T* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*S* — kernlose Kammer.

12)

L.

| | r | p | | | | c | d | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 3 U. 20 M. Tages . . | 118,3 (117,0) | 128,7 | | | . . | 113,1 (107,9) | 111,8 | |
| 2. 2. Juni 1 U. 40 M. „ . . | 126,1 (152,1) | 130,6 | 132,6 | | . . | 123,5 (146,2) | 237,9 | |
| 3. 4. Juni 3 U. „ . . | 130,0 (159,9) | 209,9 | 232,7 | | . . | 127,4 (152,7) | 178,7 | 200,8 |
| 4. 8. Juni 1 U. 55 M. „ . . | 131,9 (167,0) | 285,3 | 282,1 | 305,5 | 339,3 | | | |

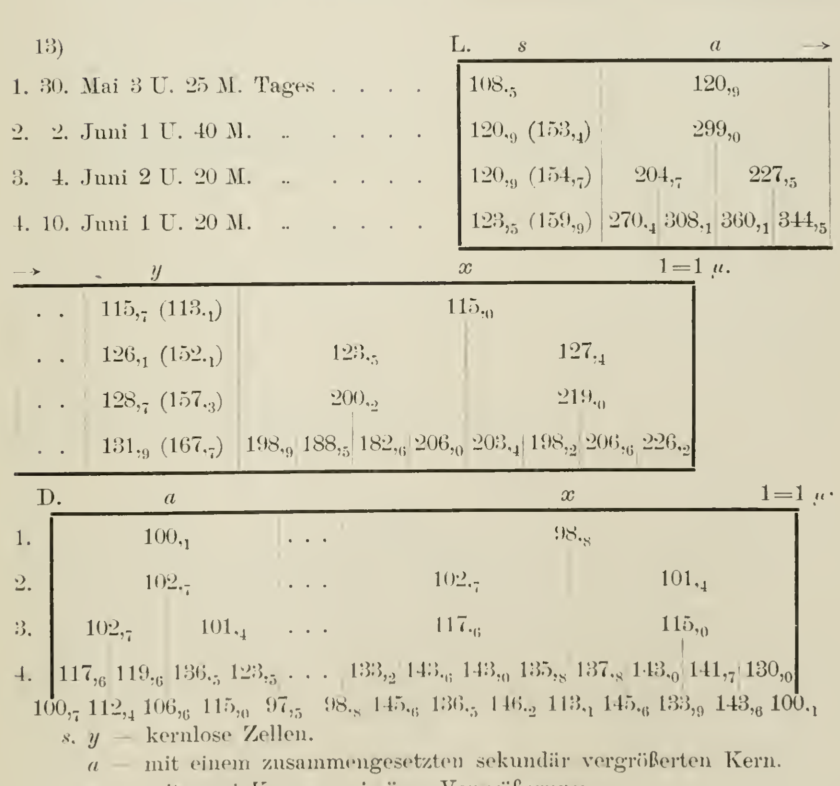
1 = 1 μ.

D.

| | p | | | | | d | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 100,1 | | | | . . | 96,8 | |
| 2. | 100,7 | 99,4 | | | . . | 98,8 | |
| 3. | 113,7 | 111,8 | | | . . | 105,3 | 105,3 |
| 4. | 131,9 | 135,2 | 135,8 | 133,9 | | | |

1 = 1 μ.

$r$, $c$ — kernlose Zellen.
$p$, $d$ — mit zwei primär vergrößerten Kernen.



13)

L.

| | s | a | | | | | y | x | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 3 U. 25 M. Tages . . . . | 108,5 | 120,9 | | | | . . | 115,7 (113,1) | 115,0 | | | | | | | |
| 2. 2. Juni 1 U. 40 M. „ . . . . | 120,9 (153,4) | 299,0 | | | | . . | 126,1 (152,1) | 123,5 | 127,4 | | | | | | |
| 3. 4. Juni 2 U. 20 M. „ . . . . | 120,9 (154,7) | 204,7 | 227,5 | | | . . | 128,7 (157,3) | 200,2 | 219,0 | | | | | | |
| 4. 10. Juni 1 U. 20 M. „ . . . . | 123,5 (159,9) | 270,4 | 308,1 | 360,1 | 344,5 | . . | 131,9 (167,7) | 198,9 | 188,5 | 182,6 | 206,0 | 203,4 | 198,2 | 206,6 | 226,2 |

1 = 1 μ.

D.

| | a | | | | | x | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 100,1 | | | | . . . | 98,8 | | | | | | | |
| 2. | 102,7 | | | | . . . | 102,7 | 101,4 | | | | | | |
| 3. | 102,7 | 101,4 | | | . . . | 117,6 | 115,0 | | | | | | |
| 4. | 117,6 | 119,6 | 136,5 | 123,5 | . . . | 133,2 | 143,6 | 143,0 | 135,8 | 137,8 | 143,0 | 141,7 | 130,0 |

1 = 1 μ.

100,7 112,4 106,6 115,0 97,5 98,8 145,6 136,5 146,2 113,1 145,6 133,9 143,6 100,1

$s$, $y$ — kernlose Zellen.
$a$ — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.
$x$ — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.

14)

L. — *A*, *M* — 1 = 1 *μ*.

| | | *A* | | | | *M* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 4 U. 20 M. Tages | 122,8 | | | | | 126,1 |
| 2. 2. Juni 12 U. 40 M. „ | 136,5 | | 139,7 | | | 151,4 |
| 3. 4. Juni 12 U. 45 M. „ | 234,6 | | 253,5 | | | 160,5 |
| 4. 9. Juni 4 U. 20 M. „ | 321,1 | 312,0 | 360,1 | 341,9 | | 192,4 |

D. — *A* — 1 = 1 *μ*.

| | *A* | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 100,7 | | | |
| 2. | 102,0 | | 102,7 | |
| 3. | 105,3 | | 107,2 | |
| 4. | 122,2 | 125,4 | 114,4 | 111,8 |

98,8 113,1 107,2 111,8 100,7

*A* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

*M* — kernlose Kammer.

15)

L. — *L*, *P* — 1 = 1 *μ*.

| | *L* | | | | *P* |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 4 U. 25 M. Tages | 131,3 | | | | 115,7 |
| 2. 2. Juni 12 U. 40 M. „ | 161,2 | | 161,2 | | 143,0 |
| 3. 4. Juni 1 U. 55 M. „ | 260,0 | | 276,9 | | 152,1 |
| 4. 8. Juni 2 U. 15 M. „ | 330,2 | 312,6 | 313,3 | 289,2 | 167,7 |

D. — *L* — 1 = 1 *μ*.

| | *L* | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 100,7 | | | |
| 2. | 102,0 | | 102,7 | |
| 3. | 104,0 | | 105,3 | |
| 4. | 112,4 | 120,9 | 110,5 | 107,9 |

*L* enthält zwei Kerne primärer Vergrößerung.

*P* — kernlose Kammer.

16)

L. — *a*, *b* — 1 = 1 *μ*.

| | *a* | *b* | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 4 U. 55 M. Tages | 122,2 | 115,7 | | | | | | | |
| 2. 3. Juni 4 U. 15 M. „ | 154,7 | 193,7 | | | | 189,1 | | | |
| 3. 7. Juni 3 U. 30 M. „ | 165,1 | 139,1 | 148,2 | 156,0 | 159,2 | 165,1 | 156,6 | 159,9 | 170,3 |

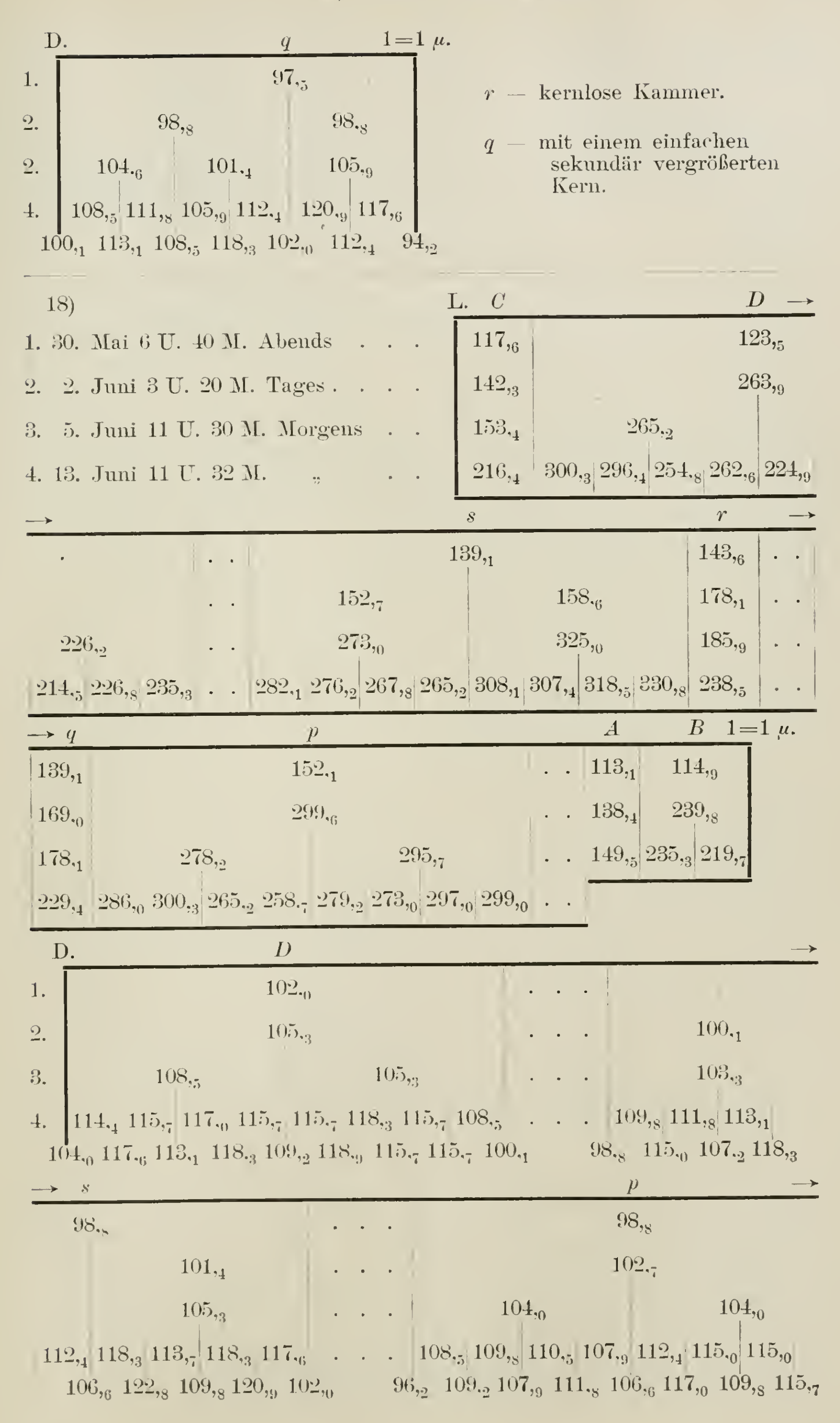
*a* — kernlose Kammer.

*b* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

17)

L. — *r*, *q* — 1 = 1 *μ*.

| | *r* | *q* | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 20. Mai 5 U. 40 M. Tages | 118,9 | 123,5 | | | | | |
| 2. 2. Juni 2 U. 50 M. „ | 143,6 | 126,1 | | | | 133,9 | |
| 3. 5. Juni 9 U. 35 M. Morgens | 165,1 | 149,5 | | 144,9 | | 265,2 | |
| 4. 11. Juni 4 U. Tages | 204,1 | 253,5 | 250,9 | 214,5 | 218,4 | 391,9 | 409,5 |


D.
q
1=1 μ.
1. 97,5
2. 98,8 98,8
2. 104,6 101,4 105,9
4. 108,5 111,8 105,9 112,4 120,9 117,6
100,1 113,1 108,5 118,3 102,0 112,4 94,2
r — kernlose Kammer.
q — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
18)
1. 30. Mai 6 U. 40 M. Abends
2. 2. Juni 3 U. 20 M. Tages
3. 5. Juni 11 U. 30 M. Morgens
4. 13. Juni 11 U. 32 M. „
L. C
D
117,6 123,5
142,3 263,9
153,4 265,2
216,4 300,3 296,4 254,8 262,6 224,9
s
r
139,1 143,6
152,7 158,6 178,1
226,2 273,0 325,0 185,9
214,5 226,8 235,3 282,1 276,2 267,8 265,2 308,1 307,4 318,5 330,8 238,5
q
p
A
B
1=1 μ.
139,1 152,1 113,1 114,9
169,0 299,6 138,4 239,8
178,1 278,2 295,7 149,5 235,3 219,7
229,4 286,0 300,3 265,2 258,7 279,2 273,0 297,0 299,0
D.
D
1. 102,0
2. 105,3 100,1
3. 108,5 105,3 103,3
4. 114,4 115,7 117,0 115,7 115,7 118,3 115,7 108,5 109,8 111,8 113,1
104,0 117,6 113,1 118,3 109,2 118,9 115,7 115,7 100,1 98,8 115,0 107,2 118,3
s
p
98,8 98,8
101,4 102,7
105,3 104,0 104,0
112,4 118,3 113,7 118,3 117,6 108,5 109,8 110,5 107,9 112,4 115,0 115,0
106,6 122,8 109,8 120,9 102,0 96,2 109,2 107,9 111,8 106,6 117,0 109,8 115,7

| → | *B* 1 = 1 μ. | |
|---|---|---|
| . . . | 102,7 | |
| . . . | 105,3 | |
| . . . | 109,8 | 107,9 |
| 110,5 | | |
| 100,1 | | |

*C*, *r*, *q*, *A* — kernlose Kammern.
*D*, *p* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*s*, *B* — mit einem zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

19)

| | L. *k* | *l* 1 = 1 μ. |
|---|---|---|
| 1. 31. Mai 9 U. 50 M. Morgens . | 136,5 | 113,7 |
| 2. 2. Juni 6 U. Abends . . . . | 133,9 123,5 | 119,6 (146,2) |
| 3. 5. Juni 11 U. 30 M. Morgens. | 162,5 143,0 131,3 131,9 | 123,5 (153,4) |
| 4. 8. Juni 4 U. 25 M. Tages . . | 181,3 162,5 284,7 261,3 257,4 | 123,5 (154,7) |

| D. | *k* 1 = 1 μ. |
|---|---|
| 1. | 98,5 |
| 2. | 100,1 101,4 |
| 3. | 117,0 122,8 123,5 121,5 |
| 4. | 124,1 135,8 138,4 136,5 135,2 |
| | 96,2 134,5 126,7 110,5 134,5 98,8 |

*k* enthält zwei Kerne primärer Vergrößerung.

*l* — kernlose Zelle.

20)

| | L. *a* | *f* 1 = 1 μ. |
|---|---|---|
| 1. 31. Mai 9 U. 55 M. Morgens . . . | 138,4 | 136,5 |
| 2. 3. Juni 10 U. „ . . . | 158,6 | 176,1 171,6 |
| 3. 6. Juni 10 U. 5 M. „ . . . | 173,5 (187,2) | 206,7 210,6 197,6 193,0 |

| D. | *f* 1 = 1 μ. |
|---|---|
| 1. | 97,5 |
| 2. | 100,1 100,1 |
| 3. | 101,4 104,6 104,6 104,0 |

*a* — anfangs kernlose Kammer, später kernlose Zelle.

*f* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

21)

| | L. *e* | *f* | | *g* → |
|---|---|---|---|---|
| 1. 31. Mai 10 U. 35 M. Morgens | 152,1 | 131,9 | . . | 159,2 |
| 2. 3. Juni 3 U. 5 M. Tages . | 170,9 167,7 | 136,5 (159,2) | . . | 198,9 |
| 3. 7. Juni 11 U. 13 M. Morgens | 208,6 209,9 189,1 181,3 | 138,4 (161,2) | . . | 245,0 237,9 |
| 4. 9. Juni 1 U. 35 M. Tages . | 230,1 239,8 211,9 204,1 | 136,5 (156,0) | | |

| → | | *h* 1=1 μ. |
|---|---|---|
| | | 133,9 |
| 198,9 | | 148,8 |
| 249,6 | 226,2 | 157,9 |

| D. | *e* | | | | | *g* | | | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 96,8 | | | | . . | 99,4 | | | |
| 2. | 101,4 | | 101,4 | | . . | 100,1 | | 100,7 | |
| 3. | 115,7 | 124,1 | 120,9 | 115,0 | . . | 103,3 | 105,3 | 104,0 | 104,0 |
| 4. | 117,0 | 130,0 | 123,5 | 117,6 | | | | | |
| | 94,9 126,7 | 111,8 | 120,9 | 97,5 | | | | | |

*e* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.
*f* — kernlose Zelle.
*g* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*h* — kernlose Kammer.

22)

| | L. *d* | *e* | | | | | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 31. Mai 10 U. 40 M. Morgens | 123,5 | 149,5 | | | | | |
| 2. 3. Juni 2 U. 35 M. Tages . | 146,9 (174,2) | 182,0 | | | 204,1 | | |
| 3. 6. Juni 5 U. 55 M. „ . | 149,5 (177,4) | 190,4 | 209,3 | 136,5 | 133,9 | 137,8 | 146,9 |

*d* — kernlose Zelle.
*e* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.

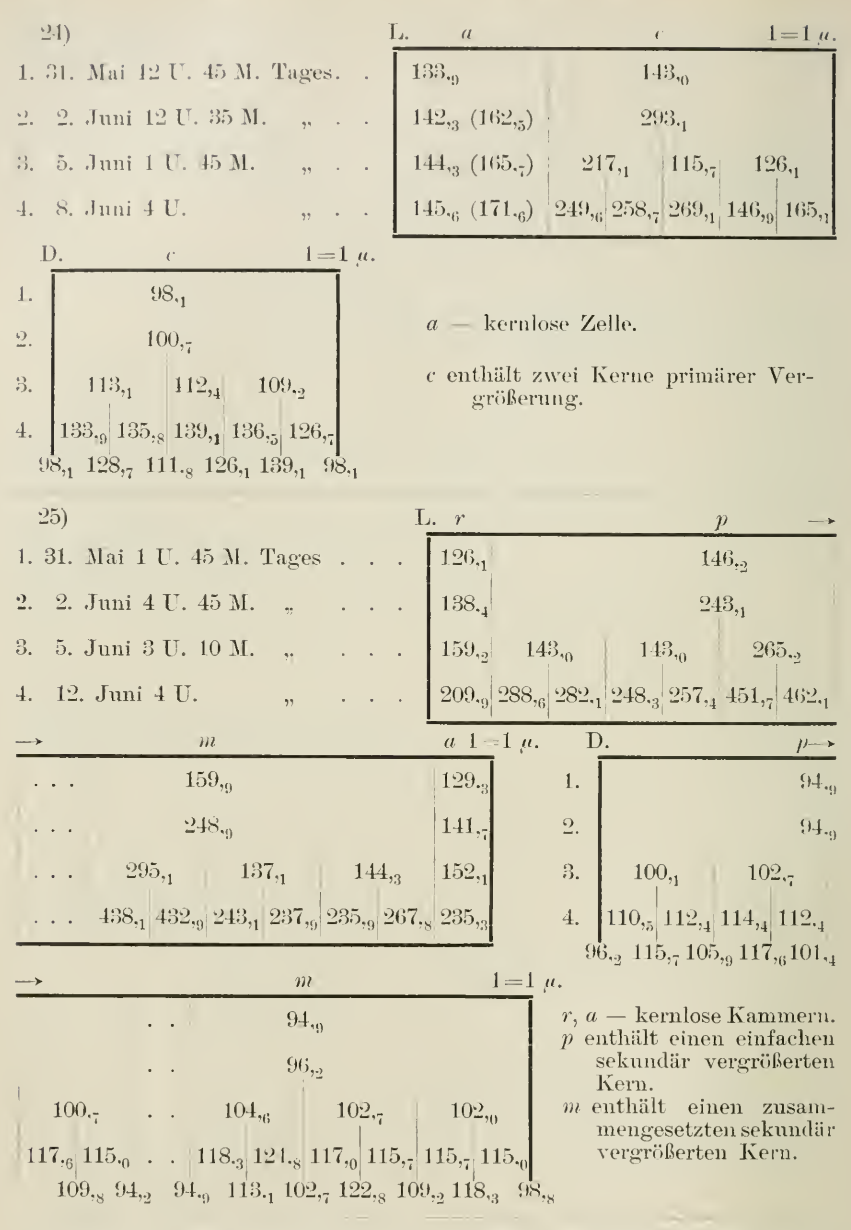
23)

| | L. *A* | *B* → | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 31. Mai 12 U. 20 M. Tages . . . . | 137,1 (133,9) | | 172,9 | | | | | |
| 2. 2. Juni 4 U. 20 M. „ . . . . | 152,1 (172,9) | 126,1 | | | | 117,0 | | |
| 3. 5. Juni 2 U. 37 M. „ . . . . | 154,0 (178,1) | 136,5 | 135,2 | | 150,1 | | 158,6 | |
| 4. 12. Juni 10 U. Morgens . . . . . | 156,6 (180,7) | 412,7 | 235,9 | 237,9 | 231,4 | 234,0 | 235,9 | 245,7 |

| → | *C* | | | | *D* 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|
| . . | 144,9 | | | | 144,3 (136,5) |
| . . | 154,7 | | 149,5 | | 148,8 (169,0) |
| . . | 260,0 | | 245,0 | | 154,7 (179,4) |
| . . | 351,0 | 361,4 | 331,5 | 310,0 | 159,2 (184,6) |

| D. | *B* | | | | | | | | *C* | | | 1=1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 91,0 | | | | | | | . . . | 92,9 | | | |
| 2. | 94,9 | | | 94,9 | | | | . . . | 91,6 | | 95,5 | |
| 3. | 107,9 | 112,4 | 110,5 | | 101,4 | | | . . . | 109,8 | | 107,2 | |
| 4. | 122,2 | 128,0 | 126,1 | 120,9 | 126,7 | 123,5 | 114,4 | . . . | 122,2 | 127,4 | 123,5 | 120,9 |
| | 92,9 120,2 | 128,0 | 102,7 | 128,7 | 117,0 | 120,9 | 87,7 | | 94,2 | 122,8 | 105,3 | 115,7 93,6 |

*A*, *D* — kernlose Zellen.
*B*, *C* — mit einem einfachen sekundär vergrößerten Kern.



24)

| | L. *a* | *c* | | | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 31. Mai 12 U. 45 M. Tages . . | 133,9 | 143,0 | | | | |
| 2. 2. Juni 12 U. 35 M. „ . . | 142,3 (162,5) | 293,1 | | | | |
| 3. 5. Juni 1 U. 45 M. „ . . | 144,3 (165,7) | 217,1 | | 115,7 | 126,1 | |
| 4. 8. Juni 4 U. „ . . | 145,6 (171,6) | 249,6 | 258,7 | 269,1 | 146,9 | 165,1 |

D. *c* 1 = 1 μ.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 98,1 | | | | |
| 2. | 100,7 | | | | |
| 3. | 113,1 | 112,4 | | 109,2 | |
| 4. | 133,9 | 135,8 | 139,1 | 136,5 | 126,7 |
| | 98,1 128,7 | 111,8 | 126,1 | 139,1 | 98,1 |

*a* — kernlose Zelle.

*c* enthält zwei Kerne primärer Vergrößerung.

25)

| | L. *r* | *p* → | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 31. Mai 1 U. 45 M. Tages . . . | 126,1 | 146,2 | | | | | |
| 2. 2. Juni 4 U. 45 M. „ . . . | 138,4 | 243,1 | | | | | |
| 3. 5. Juni 3 U. 10 M. „ . . . | 159,2 | 143,0 | | 143,0 | | 265,2 | |
| 4. 12. Juni 4 U. „ . . . | 209,9 | 288,6 | 282,1 | 248,3 | 257,4 | 451,7 | 462,1 |

| → *m* | | | | | | *a* 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| . . . 159,9 | | | | | | 129,3 |
| . . . 248,9 | | | | | | 141,7 |
| . . . 295,1 | | 137,1 | | 144,3 | | 152,1 |
| . . . 438,1 | 432,9 | 243,1 | 237,9 | 235,9 | 267,8 | 235,3 |

D. *p* →

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | 94,9 | | | |
| 2. | 94,9 | | | |
| 3. | 100,1 | | 102,7 | |
| 4. | 110,5 | 112,4 | 114,4 | 112,4 |
| | 96,2 115,7 | 105,9 | 117,6 | 101,4 |

| → *m* | | | | | | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| . . | 94,9 | | | | | | |
| . . | 96,2 | | | | | | |
| 100,7 . . | 104,6 | | 102,7 | | 102,0 | | |
| 117,6 115,0 . . | 118,3 | 121,8 | 117,0 | 115,7 | 115,7 | 115,0 | |
| 109,8 94,2 94,9 | 113,1 | 102,7 | 122,8 | 109,2 | 118,3 | 98,8 | |

*r*, *a* — kernlose Kammern.
*p* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.
*m* enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

26—37) In diesen Fällen wurden eben solche Resultate erhalten, wie in den vorhergehenden.

**1900.**

38—76) Im Jahre 1900 wurden noch 39 Experimente der Erhaltung von Zellen mit sekundär vergrößertem Inhalt an Kernsubstanz gemacht. Die Resultate ihrer Existenz waren ganz dieselben, wie in den vorhergehenden Fällen.

## Tabelle XIII.

### Kultur in der Dunkelheit.

*Spirogyra crassa.*

Die Zellen, welche mit Buchstaben nicht bezeichnet sind, sind gewöhnliche (einkernige) Zellen.

1) **1897.** L. 1=1 μ.

| | L. | | | s | t | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 16. April 5 U. 27 M. Tages . . . | 168,3 | 172,4 | | 101,5 | 94,0 | 92,4 | 102,3 |
| 2. 19. April 11 U. 20 M. Morgens . | 191,4 | 94,9 | 101,5 | 123,7 | 120,4 | 107,2 | 117,1 |
| 3. 23. April 11 U. 40 M. „ . . | 202,9 | 103,1 | 108,1 | 136,9 | 132,0 | 117,1 | 125,4 |
| 4. 28. April 2 U. 28 M. Tages . . . | 222,7 | 110,5 | 117,9 | 150,1 | 142,7 | 126,2 | 134,5 |

| Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum. | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | s | t | | | Gewöhnliche Zellen | s t |
| 2. | 1,14 | 1,14 | 1,22 | 1,28 | 1,16 | 1,14 | 1,14 — 1,16; mittl. 1,14 | 1,22; 1,28 |
| 3. | 1,06 | 1,07 | 1,11 | 1,09 | 1,09 | 1,07 | 1,06 — 1,09; mittl. 1,07 | 1,11; 1,09 |
| 4. | 1,09 | 1,08 | 1,09 | 1,08 | 1,08 | 1,08 | 1,08 — 1,09; mittl. 1,08 | 1,09; 1,08 |

1. *s*, *t* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

2) L. 1=1 μ.

| | L. | | | | s | t | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 16. April 5 U. 48 M. Tages . | 184,8 | | 87,4 | 100,6 | 108,9 | 94,0 | 94,0 | 99,8 |
| 2. 19. April 11 U. 50 M. Morg. . | 107,2 | 103,1 | 100,6 | 112,2 | 127,9 | 101,5 | 110,5 | 115,5 |
| 3. 23. April 12 U. 10 M. Tages . | 117,1 | 110,5 | 105,6 | 117,1 | 132,8 | 103,1 | 117,9 | 121,3 |

| Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum. | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | s | t | | | Gewöhnliche Zellen | s t |
| 2. | 1,14 | 1,15 | 1,11 | 1,17 | 1,08 | 1,17 | 1,16 | 1,11 — 1,17; mittl. 1,15 | 1,17; 1,08 |
| 3. | 1,08 | 1,05 | 1,04 | 1,04 | 1,01 | 1,07 | 1,05 | 1,04 — 1,08; mittl. 1,06 | 1,04; 1,01 |

1. *s* — mit zwei Kernen von halber Größe.
*t* — mit drei kleinen Kernen.

3) L. 1=1 μ.

| | L. | | l | m | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 20. April 11 U. 57 M. Morgens . | 76,7 | 84,1 | 84,1 | 80,8 | 84,1 | 87,4 |
| 2. 23. April 1 U. 55 M. Tages . . . | 94,0 | 103,1 | 100,6 | 97,3 | 107,2 | 109,7 |
| 3. 28. April 4 U. 38 M. „ . . . . | 100,6 | 103,9 | 103,1 | 103,1 | — | — |
| 4. 2. Mai 10 U. 57 M. Morgens . . | 99,0 | 103,9 | 107,2 | 99,0 | — | — |

| | Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *l* | *m* | | | Gewöhnliche Zellen | *l* *m* |
| 2. | 1,22 | 1,22 | 1,19 | 1,20 | 1,27 | 1,25 | 1,22 — 1,27; mittl. 1,24 | 1,19; 1,20 |
| 3. | 1,07 | 1,01 | 1,02 | 1,06 | — | — | 1,01 — 1,07; mittl. 1,04 | 1,02; 1,06 |
| 4. | 0,98 | 1,00 | 1,04 | 0,96 | — | — | 0,98 — 1,00; mittl. 0,99 | 1,04; 0,96 |

1. *l*, *m* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

4)

| | L. | | *a* | *b* | | 1=1 *u*. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 20. April 12 U. 22 M. Tages . . | 109,7 | 114,7 | 120,4 | 114,7 | 110,5 | 107,2 |
| 2. 23. April 2 U. 11 M. „ . . . | 132,8 | 137,8 | 125,4 | 127,0 | 127,0 | 127,0 |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *a* | *b* | | | Gewöhnliche Zellen | *a* *b* |
| 2. | 1,21 | 1,20 | 1,04 | 1,11 | 1,15 | 1,18 | 1,15 — 1,21; mittl. 1,18 | 1,04; 1,11 |

1. *a*, *b* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

5)

| | L. | | *f* | *g* | | 1=1 *u*. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 20. April 12 U. 27 U. Tages . . | 87,4 | 94,0 | 176,5 | 163,3 | 75,9 | 77,5 |
| 2. 23. April 2 U. 20 M. „ . . . | 113,0 | 117,1 | 196,3 | 186,4 | 94,9 | 102,3 |
| 3. 29. April 10 U. 46 M. Morgens . | 117,1 | 124,6 | 199,6 | 193,0 | 99,0 | 107,2 |

| | Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum. | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *f* | *g* | | | Gewöhnliche Zellen | *f* *g* |
| 2. | 1,29 | 1,24 | 1,11 | 1,14 | 1,25 | 1,32 | 1,24 — 1,32; mittl. 1,27 | 1,11; 1,14 |
| 3. | 1,04 | 1,06 | 1,02 | 1,03 | 1,05 | 1,05 | 1,04 — 1,06; mittl. 1,05 | 1,02; 1,03 |

1. *f*, *g* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

6)

| | L. | | *A* | *B* | | 1=1 *u*. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 22. April 11 U. 30 M. Morgens . | 132,8 | 123,7 | 115,5 | 123,7 | 108,1 | 110,5 |
| 2. 29. April 4 U. 45 M. Tages . . . | 183,1 | 169,9 | 138,6 | 160,0 | 150,1 | 154,3 |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *A* | *B* | | | Gewöhnliche Zellen | *A* *B* |
| 2. | 1,38 | 1,37 | 1,20 | 1,29 | 1,39 | 1,39 | 1,37 — 1,39; mittl. 1,38 | 1,20; 1,29 |

1. *A*, *B* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

7)

| | L. | | C | D | | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 22. April 11 U. 33 M. Morgens. | 113,8 | 108,1 | 87,4 | 88,3 | (110,5) | 121,3 | 127,9 |
| 2. 29. April 4 U. 50 M. Tages . . | 160,0 | 153,4 | 89,1 | 94,0 | (134,5) | 169,9 | 181,5 |
| 3. 4. Mai 2 U. 50 M. „ . . | × | × | × | 99,8 | (151,8) | 176,5 | 186,4 |

| Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum. | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | C | D | | | Gewöhnliche Zellen | C D |
| 2. | 1,41 | 1,41 | 1,02 | 1,06 | 1,40 | 1,42 | 1,40—1,42; mittl. 1,41 | 1,02; 1,06 |
| 3. | × | × | × | 1,06 | 1,03 | 1,03 | 1,03—1,03; mittl. 1,03 | × 1,06 |

1. *C* — mit vier kleinen Kernen.
*D* — kernlose Zelle.

8)

| | L. | | I | K | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 22. April 11 U. 35 M. Morgens . . | 132,8 | 138,6 | 117,1 | 107,2 | 118,8 | 117,9 |
| 2. 29. April 5 U. Tages . . . . . . | 188,9 | 196,3 | 165,0 | 119,6 | 167,5 | 165,0 |

| Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | I | K | | | Gewöhnliche Zellen | I K |
| 2. | 1,42 | 1,42 | 1,41 | 1,11 | 1,41 | 1,40 | 1,40 — 1,42; mittl. 1,41 | 1,41: 1,11 |

1. *I*, *K* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

9)

| | L. | | | | A | B | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 22. April 12 U. 3 M. Tages . | 117,1 | 97,3 | 101,5 | 100,6 | 117,1 | 110,5 | 123,7 | 117,1 |
| 2. 29. April 5 U. 36 M. „ . | 165,0 | 150,1 | 150,1 | 143,5 | 183,1 | 183,1 | 167,5 | 160,0 |

| Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | A | B | | Gewöhnliche Zellen | A B |
| 2. | 1,41 | 1,54 | 1,48 | 1,43 | 1,56 | 1,66 | 1,35 | 1,37 | 1,35—1,54; mittl. 1,43 | 1,56: 1,66 |

2. *A*, *B* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

10)

| | L. | | | | P | Q | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 22. April 12 U. 33 M. Tages . | 101,5 | 97,3 | 97,3 | 107,2 | 123,7 | 107,2 | 113,0 | 114,7 |
| 2. 29. April 6 U. 45 M. Abends . | 146,0 | 140,2 | 140,2 | 150,1 | 165,8 | 160,8 | 165,8 | 160,0 |
| 3. 4. Mai 2 U. 15 M. Tages. . | 150,1 | 146,8 | 143,5 | 156,7 | 189,7 | 163,3 | 171,6 | 170,8 |

| | Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum. | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | *P* | *Q* | | | Gewöhnliche Zellen | *P* | *Q* |
| 2. | $1_{,44}$ | $1_{,44}$ | $1_{,44}$ | $1_{,40}$ | $1_{,34}$ | $1_{,50}$ | $1_{,47}$ | $1_{,39}$ | $1_{,39}$—$1_{,47}$: mittl. $1_{,43}$ | $1_{,34}$; | $1_{,50}$ |
| 3. | $1_{,03}$ | $1_{,05}$ | $1_{,02}$ | $1_{,04}$ | $1_{,14}$ | $1_{,01}$ | $1_{,03}$ | $1_{,07}$ | $1_{,02}$—$1_{,07}$: mittl. $1_{,04}$ | $1_{,14}$; | $1_{,01}$ |

1. *P*, *Q* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

11)

| | L. | | *k* | *l* | | 1 = 1 $\mu$. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 6. Mai 2 U. 50 M. Tages . . . . | $133_{,6}$ | $126_{,2}$ | $128_{,7}$ | $133_{,6}$ | $127_{,0}$ | $131_{,2}$ |
| 2. 11. Mai 12 U. 30 M. „ . . . . | $148_{,5}$ | $135_{,3}$ | $136_{,9}$ | $139_{,4}$ | $143_{,5}$ | $150_{,1}$ |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *k* | *l* | | | Gewöhnliche Zellen | *k* | *l* |
| 2. | $1_{,11}$ | $1_{,07}$ | $1_{,06}$ | $1_{,04}$ | $1_{,13}$ | $1_{,14}$ | $1_{,07}$ — $1_{,14}$; mittl. $1_{,11}$ | $1_{,06}$; | $1_{,04}$ |

1. *k*, *l* enthalten je drei kleine Kerne.

12)

| | L. | | *K* | *L* | | 1 = 1 $\mu$. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 6. Mai 6 U. 4 M. Abends . . . . | $105_{,6}$ | $105_{,6}$ | $115_{,5}$ | $109_{,7}$ | $120_{,4}$ | $110_{,5}$ |
| 2. 10. Mai 3 U. 15 M. Tages . . . . | $136_{,9}$ | $134_{,5}$ | $120_{,4}$ | $114_{,7}$ | $154_{,3}$ | $147_{,7}$ |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *K* | *L* | | | Gewöhnliche Zellen | *K* | *L* |
| 2. | $1_{,29}$ | $1_{,27}$ | $1_{,04}$ | $1_{,04}$ | $1_{,28}$ | $1_{,34}$ | $1_{,27}$ — $1_{,34}$; mittl. $1_{,29}$ | $1_{,04}$; | $1_{,04}$ |

1. *K* — mit vier kleinen Kernen.
*L* — mit drei kleinen Kernen.

13)

| | L. | | *d* | *e* | | 1 = 1 $\mu$. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 3. August 10 U. 45 M. Morgens . | $119_{,6}$ | $123_{,7}$ | $136_{,9}$ | $127_{,9}$ | $129_{,5}$ | $136_{,1}$ |
| 2. 10. August 3 U. 45 M. Tages . . . | $147_{,7}$ | $153_{,4}$ | $143_{,5}$ | $145_{,2}$ | $160_{,9}$ | $164_{,2}$ |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *d* | *e* | | | Gewöhnliche Zellen | *d* | *e* |
| 2. | $1_{,18}$ | $1_{,24}$ | $1_{,05}$ | $1_{,13}$ | $1_{,24}$ | $1_{,21}$ | $1_{,18}$ — $1_{,24}$; mittl. $1_{,22}$ | $1_{,05}$; | $1_{,13}$ |

1. *d*, *e* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.

## Tabelle XIV.

*Spirogyra crassa.*

Kultur unter rotgelber Glocke.

**1897.** L. →

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 1. Juni 4 U. 22 M. Tages . . . | 69,3 | | | | | | |
| 2. 14. Juni 10 U. 50 M. Abends . . | 174,9 | 173,2 | 181,5 | 94,0 | 101,5 | 108,9 | 99,0 |

→ *a* *b* →

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 75,9 | | | | | | 73,4 | | 61,0 | | | | |
| 107,2 | 110,5 | 134,5 | 120,4 | 120,4 | 140,2 | 126,0 | 219,4 | 193,0 | (237,6) | 179,8 | 169,9 | 162,5 |

→ 1=1 μ.

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 61,0 | | | | | 66,8 | | | | | | | | |
| 160,0 | 148,5 | 143,5 | 136,9 | 138,6 | 140,2 | 130,3 | 132,0 | 128,7 | 169,9 | 165,0 | 183,1 | 89,1 | 94,0 |

| | Relatives Wachstum der Zellen. | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *a* | *b* | | | Gewöhnliche Zellen | *a* | *b* |
| 1. | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1—1 | 1; | 1 |
| 2. | 10,46 | 12,40 | 6,07 | 3,16 | 20,32 | 18,45 | 10,46 — 20,32; mittl. 15,40 | 6,07; | 3,16 |

*a* — mit zwei Kernen von halber Größe.
*b* — mit drei kleinen Kernen.
Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen sind gewöhnliche Zellen.

## Tabelle XV.

*Spirogyra crassa.*

Kultur unter blauvioletter Glocke.

**1897.** L. 1=1 μ.

| | | | | | *c* | *d* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 16. April 3 U. 48 M. Tages | 80,8 | | 89,9 | | 94,6 | 88,3 | 87,4 | | 96,5 | |
| 2. 22. April 10 U. 20 M. Abends | 90,7 | 90,7 | 90,7 | 94,0 | 155,9 | 173,2 | 90,7 | 91,6 | 99,0 | 102,3 |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *c* | *d* | | | Gewöhnliche Zellen | *c* | *d* |
| 1. | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1—1; 1 | 1 | 1 |
| 2. | 2,24 | 2,05 | 1,66 | 1,96 | 2,08 | 2,09 | 2,05—2,24; mittl. 2,11 | 1,66; | 1,96 |

1. *c*, *d* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.
Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen, sind gewöhnliche Zellen.

# Tabelle XVI.

*Spirogyra crassa.*

Kultur unter rotgelber Glocke.

**1897.** L.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 15. Juli 11 U. Morgens | 84,1 | | | | | | | |
| 2. 22. Juli 9 U. 55 M. Abends | 82,5 | 76,7 | 73,4 | 77,5 | 82,5 | 88,3 | 86,6 | 99,0 |

→

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 94,9 | | | | | | | | 77,5 | | | | | |
| 99,0 | 87,4 | 84,1 | 87,4 | 87,4 | 87,4 | 90,7 | 84,9 | 82,5 | 76,7 | 148,5 | 156,7 | 84,1 | 87,4 |

→

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 81,7 | | | | | | | | 90,7 | | | | | |
| 87,4 | 80,8 | 78,4 | 78,4 | 74,2 | 77,5 | 80,0 | 84,1 | 86,6 | 89,9 | 87,4 | 85,8 | 98,2 | 99,8 |

→

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 153,4 | | | | | | | | | | | |
| 94,0 | 96,5 | 87,4 | 80,8 | 77,5 | 80,0 | 145,2 | 75,1 | 77,5 | 77,5 | 77,5 | 77,5 | 75,9 | 80,8 |

→

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 153,4 | | | | | | | | | | | | | |
| 83,3 | 84,1 | 85,8 | 80,8 | 83,3 | 77,5 | 81,7 | 147,7 | 77,5 | 77,5 | 74,2 | 71,8 | 74,2 | 76,7 |

→

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | *a* | | | *b* | | | | | | |
| | | | | 77,5 | | | 77,5 | | | | | | |
| 80,8 | 85,8 | 83,3 | 84,9 | 136,9 | 127,0 | 131,2 | 133,6 | 132,8 | 127,9 | 136,1 | 140,2 | 83,3 | 81,7 |

→ 1—1 µ.

| | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 153,4 | | | | | | | | | | | |
| 148,5 | 146,0 | 77,5 | 84,1 | 84,1 | 80,8 | 85,8 | 87,4 | 80,8 | 82,5 | 90,7 | 90,1 |

| | Relatives Wachstum der Zellen | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | *a* | *b* | | Gewöhnliche Zellen | *a* | *b* |
| 1. | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1—1 | 1 | 1 |
| 2. | 7,92 | 7,46 | 8,20 | 7,84 | 8,13 | 8,25 | 8,20 | 6,82 | 6,93 | 8,50 | 7,46—8,50; mittl. 8,06 | 6,82; | 6,93 |

1. *a*, *b* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.
   Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen, sind gewöhnliche Zellen.

## Tabelle XVII.

*Spirogyra crassa.*

Kultur unter rotgelber Glocke.

**1897.** L.

1. 16. April 4 U. 50 M. Tages .
2. 22. April 10 U. 40 M. Abends
3. 1. Mai 11 U. 45 M. ..

86.6 75.9

102.3 | 94.0 188,1 179,8 | 193.0 200.5 | 177.4 176.5

→ →

87.4

81.7 92.4

97,3 | 101.5 107.2 | 103,9 | 193.0 196.3 97.3 | 103.9 115.5 | 110,5 | 110.5 | 114.7 113.8 | 110.5

→ *s* *t* →

100.6 90.7

132.8 120.4 113.0 117,1 116.3

118.8 | 123.7 113.8 94.0 65.2 65.2 120,4 133.6 133.6 | 128,7 | 120,4 | 122,9 | 127,0 | 127.0

→ →

110.5

110,5 107.2

133.6 | 138.6 123.7 126.2 | 120.4 | 120.4 123.7 120.4 | 138,6 | 141,9 134.5 | 132.0 | 122,1 | 121.3

→ 1=1 μ.

112.2

117.9 | 113.8 | 117.1 | 123,7 132,8 127,0 | 117.1 120.4 143.5 | 127.0 | 138,6 | 146.8

**Relatives Wachstum der Zellen einzeln für jeden Zeitraum**

| | A | *s* | *t* | B | Gewöhnliche Zellen | C | *s* | *t* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2. | 3.85 | 2.02 | 2.54 | 4.04 | 3.85—4,04: | mittl. 3.94 | 2.02: | 2,54 |
| 3. | 9.59 | 1,33 | 1,10 | 9.15 | 9,15—9.59: | mittl. 9,37 | 1.33: | 1.10 |

1. *s. t* enthalten je zwei Kerne von halber Größe.
   Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen sind gewöhnliche Zellen.

## Tabelle XVIII.

*Spirogyra bellis.*

**1899.**

| | L. | | | | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. 30. Mai 1 U. 15 M. Tages . . | | | | | | | |
| 2. 2. Juni 5 U. 45 M. „ . . . | 128,7 | 116,3 | | | | | |
| 3. 5. Juni 4 U. 25 M. „ . . . | 170,9 | 162,5 | 150,8 | 154,0 | | | |
| 4. 9. Juni 10 U. 10 M. Morgens . | 167,0 | 154,0 | 152,1 | 152,1 | 133,9 | 128,0 | 136,5 |

| → | | | | | | | | | | *l* | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 230,1 | 126,1 | | | | | | | | | | | |
| 121,5 | 140,4 | 133,9 | 124,1 | | | | | | | | | |
| 163,1 | 160,5 | 180,7 | 91,6 | 97,5 | 280,8 | 239,2 | | | | | | |
| 145,6 | 155,3 | 143,6 | 149,5 | 178,1 | 165,1 | 163,1 | 176,1 | 184,6 | 250,9 | 234,0 | 179,4 | 182,0 |

| → *k* | | | | | | | | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 118,3 | 123,5 | | | | | | | | | |
| 129,3 (152,7) | 139,7 | 129,3 | 141,7 | | | | | | | |
| 131,9 (158,6) | 156,6 | 162,5 | 155,3 | 165,7 | 92,9 | 89,7 | | | | |
| 131,9 (167,7) | 120,9 | 131,3 | 144,9 | 167,7 | 149,5 | 139,7 | 156,0 | 162,5 | 175,5 | 162,5 |

| → | | | | | | | | *p* | | *m* | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 136,5 | 126,1 | 115,0 | | | | | | | | | |
| 157,3 | 152,1 | 136,5 | 128,7 (156,0) | | | | | | | | |
| 89,7 | 96,8 | 97,5 | 98,1 | 92,9 | 105,9 | 184,6 | 164,4 | 302,9 | 128,7 (162,5) | 172,9 | |
| 175,5 | 180,0 | 175,5 | 182,0 | 190,4 | 221,0 | 300,3 | 273,0 | 250,9 | 243,1 | 131,9 (165,1) | 150,8 |

| → | | | | | | | | | | | | | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 118,3 | . . . | 117,6 | | | | | | | | | | | | |
| 141,7 | 123,5 | . . . | 123,5 | 139,1 | | | | | | | | | | |
| 175,5 | 165,1 | 161,2 | . . . | 152,7 | 155,3 | 167,7 | | | | | | | | |
| 157,9 | 152,1 | 162,5 | 149,5 | 139,1 | 141,7 | 146,2 | . . . | 139,1 | 133,9 | 133,2 | 139,1 | 165,1 | 145,6 | |

| → | | t | s | | | →|
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 126,1 (118,3) | 141,0 | | | 146,2 |
| | | 141,7 (165,1) | 148,8 | 165,1 | 166,4 | 79,9 |
| | 161,2 | 144,3 (169,0) | 314,6 | 178,1 187,2 | 117,6 107,9 105,3 107,2 107,9 | |
| 146,9 | 141,7 | 144,3 (172,2) | 308,1 270,4 | 313,3 328,9 | 219,7 214,5 191,1 193,7 198,9 | |

→ 1 = 1 μ.

| |
|---|
| |
| 83,8 |
| 100,1 100,1 110,5 |
| 188,5 187,8 204,1 |

| D. | l | | | p | | → |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 98,8 | | . . . | 97,5 | | |
| 2. | 102,0 | 101,4 | . . . | 96,8 | 97,5 | |
| 3. | 117,6 | 120,2 | . . . | 104,0 108,5 | 110,5 | |
| 4. | 123,5 132,6 | 130,0 124,8 | . . . | 120,9 126,1 | 122,8 123,5 | |
| | 100,1 128,0 | 114,4 135,2 | | 100,1 94,2 115,0 | 107,2 121,5 98,8 | |

| → | s | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|
| . . . | 94,9 | | |
| . . . | 96,2 | 94,2 | |
| . . . | 108,5 | 107,9 104,0 | |
| . . . | 122,2 119,6 | 127,4 117,0 | |
| 95,5 | 118,3 105,3 | 114,4 91,0 | |

*l, p, s* — mit zwei Kernen primärer Vergrößerung.

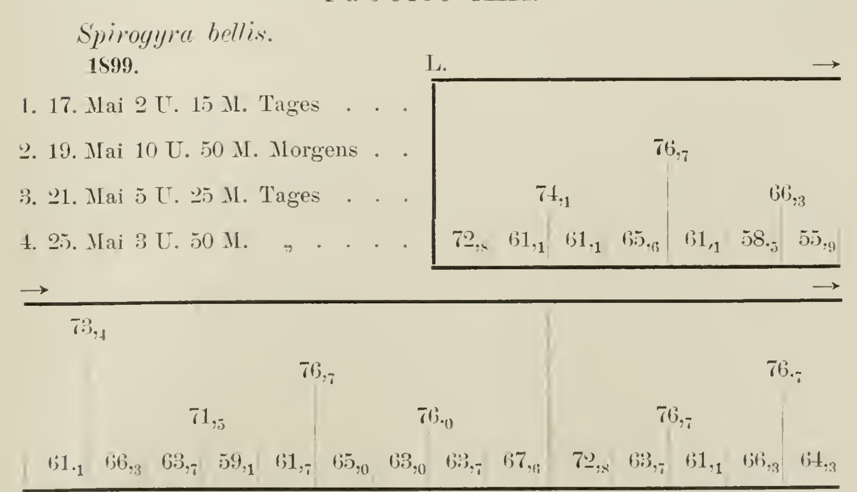
*k, m, t* — kernlose Zellen.

Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen enthalten je einen primär vergrößerten Kern.

D. der übrigen Zellen = 93,6 μ — 104,0 μ.

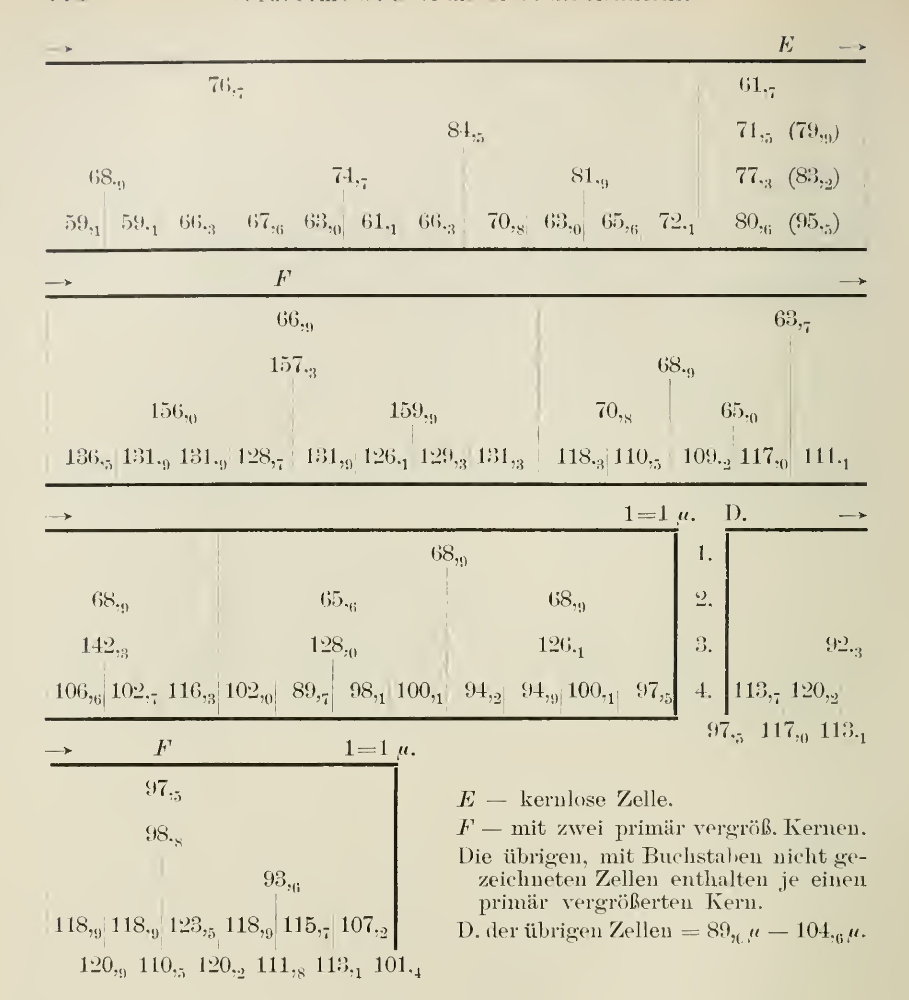
## Tabelle XIX.

*Spirogyra bellis.*



| **1899.** | L. | | → |
|---|---|---|---|
| 1. 17. Mai 2 U. 15 M. Tages . . . | | | |
| 2. 19. Mai 10 U. 50 M. Morgens . . | 76,7 | | |
| 3. 21. Mai 5 U. 25 M. Tages . . . | 74,1 | | 66,3 |
| 4. 25. Mai 3 U. 50 M. „ . . . . | 72,8 61,1 | 61,1 65,6 | 61,1 58,5 55,9 |

| → | | | | → |
|---|---|---|---|---|
| 73,4 | | | | |
| 76,7 | | | 76,7 | |
| 71,5 | 76,0 | 76,7 | | |
| 61,1 66,3 63,7 59,1 61,7 | 65,0 63,0 63,7 67,6 | 72,8 63,7 61,1 66,3 | 64,3 | |




*E* — kernlose Zelle.

*F* — mit zwei primär vergröß. Kernen.

Die übrigen, mit Buchstaben nicht gezeichneten Zellen enthalten je einen primär vergrößerten Kern.

D. der übrigen Zellen = 89,6 μ — 104,6 μ.

## Tabelle XX.

*Spirogyra bellis.*

**1899.**

1. 31. Mai 3 U. Tages
2. 3. Juni 8 U. 35 M. Morgens
3. 6. Juni 11 U. 40 M. „
4. 13. Juni 6 U. 5 M. Abends

L. →

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | | | | | |
| 2. | | | | | 149,5 | | |
| 3. | 92,3 | | 84,5 | | 89,0 | | 91,6 |
| 4. | 148,8 | 146,9 | 149,5 | 148,8 | 130,6 | 126,1 | 140,4 |

→ →

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 162,5 | | | | | | | | | | | | 144,9 | |
| 2. | | | | 144,3 | | | | | | | 123,5 | | | |
| 3. | | 89,7 | | 79,3 | 83,2 | | 89,0 | | 79,3 | | 73,4 | 68,9 | 74,7 | 77,3 |
| 4. | 152,1 | 149,5 | 143,0 | 243,1 | 136,5 | 130,6 | 126,1 | 133,9 | 126,7 | 124,8 | 230,1 | 215,1 | 232,0 | 230,1 |

→ *c* *m* →

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | | | | 136,5 | | | | 126,1 | | | |
| 2. | 124,8 | | | | | 256,1 | | | | 139,1 | | 136,5 | |
| 3. | 72,1 | 74,1 | 79,9 | 167,0 | | 156,0 | 156,0 | | 161,2 | 140,4 | 81,9 | 75,4 | 74,1 |
| 4. | 209,3 | 222,3 | 237,9 | 211,9 | 204,1 | 312,6 | 172,2 | 160,5 | 351,6 | 141,7 | 219,0 | 214,5 | 169,6 |

→ →

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 154,7 | | | | | | | | 139,1 | | | | | |
| 2. | | | 126,1 | | | | 117,6 | | | | 120,9 | | | |
| 3. | 74,1 | 76,7 | 73,4 | 78,0 | 81,9 | 77,3 | 71,5 | 136,5 | | 74,1 | 66,3 | 70,2 | 76,7 | 87,1 |
| 4. | 209,3 | 198,9 | 197,6 | 224,9 | 216,4 | 204,7 | 193,0 | 178,7 | 193,0 | 195,6 | 176,1 | 185,9 | 211,2 | 234,6 |

→ →

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | 149,5 | | | | | | | | 165,7 | | | |
| 2. | 126,1 | | | | 125,4 | | | | 131,3 | | | | | |
| 3. | 77,3 | 74,1 | 76,7 | 77,3 | 68,2 | 74,1 | 78,6 | 87,1 | 78,6 | 78,0 | 81,9 | 84,5 | | 79,3 |
| 4. | 202,8 | 200,8 | 208,6 | 208,6 | 183,9 | 215,1 | 211,2 | 219,0 | 211,9 | 206,0 | 224,9 | 115,0 | 113,1 | 103,3 |

→ s t →

137,1 | 116,3

136,5 | 245,7 | 126,1

84,5 | 89,7 | 162,5 | 156,0 | 153,4 | 151,4 | 128,7

107,9 | 122,8 | 124,1 | 126,1 | 126,1 | 197,6 | 185,9 | 187,8 | 180,0 | 191,1 | 182,6 | 198,9 | 201,5 | 141,7

→ →

134,5 | 136,5

114,4 | 111,1 | 107,9

79,3 | 70,8 | 135,2 | 133,9 | 140,4 | 133,9 | 131,9 | 135,2

224,9 | 195,6 | 181,3 | 187,8 | 195,6 | 180,7 | 180,0 | 202,1 | 191,7 | 169,0 | 179,4 | 180,0 | 191,1

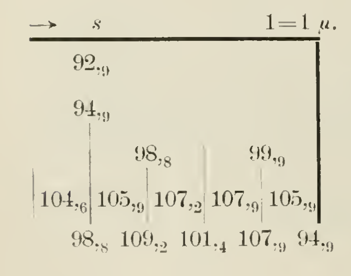
→ 1 = 1 μ. D. c →

110,5

149,5

171,6 | 193,7 | 209,3

| D. | c | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 92,3 | | | | | | .... | | | | |
| 2. | 94,9 | | | | | | .... | | | | |
| 3. | 98,8 | | 100,1 | 99,4 | | 100,1 | .... | 95,5 | | 97,5 | |
| 4. | 104,0 | 108,5 | 110,5 | 105,9 | 111,8 | 119,6 | .... | 100,1 | 104,6 | 104,0 | |
| | 92,3 | 112,4 | 103,3 | 98,8 | 113,7 | 104,0 | 94,9 | 89,7 | 104,6 | 99,4 | 108,5 |




*c* — mit zwei primär vergrößerten Kernen.

*m*, *t* — kernlose Kammern.

*s* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen enthalten je einen primär vergrößerten Kern.

D. der übrigen Zellen = 92,3 μ — 100,1 μ.

## Tabelle XXI.

*Spirogyra bellis.*

**1899.**

1. 30. Mai 8 U. 15 M. Morgens
2. 2. Juni 2 U. 35 M. Tages .
3. 4. Juni 5 U. „
4. 11. Juni 10 U. 58 M. Morg. .

L. →

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 150,8 | | | | | | | |
| 2. | 141,7 | | | | 131,3 | | | |
| 3. | 118,3 | | 108,5 | | 107,9 | | 104,0 | |
| 4. | 250,9 | 230,1 | 217,1 | 221,0 | 213,2 | 205,4 | 185,9 | 204,1 |

→ b p →

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 139,1 | | | | | | | | 131,3 | | 139,1 | | | |
| 2. | 120,9 | | | | 131,3 | | | | 147,5 | | 300,3 | | | |
| 3. | 104,0 | | 99,4 | | 99,4 | | 105,9 | | 157,9 | | 234,0 | | 237,9 | |
| 4. | 209,3 | 196,3 | 199,5 | 198,2 | 201,5 | 188,5 | 196,5 | 221,0 | 198,9 | 201,5 | 193,7 | 393,9 | 356,8 | 377,0 |

→ →

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 131,9 | | | | | | | | 134,5 | | | | | |
| 2. | 121,5 | | | | 117,6 | | | | 118,9 | | | | 129,3 | |
| 3. | 102,0 | | 96,2 | | 92,3 | | 97,5 | | 99,4 | | 94,9 | | 95,5 | |
| 4. | 216,4 | 199,5 | 193,7 | 185,9 | 191,1 | 183,9 | 180,7 | 185,9 | 212,5 | 191,1 | 183,3 | 199,5 | 196,9 | 191,1 |

→ →

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | .... | 131,3 | | | | | | | | | |
| 2. | | | .... | 130,0 | | | | 120,2 | | | | 126,7 | |
| 3. | 104,0 | | .... | 100,1 | | 94,9 | | 188,5 | | | | 100,1 | |
| 4. | 215,1 | 237,9 | .... | 212,5 | 195,0 | 192,4 | 196,3 | 188,5 | 183,9 | 182,6 | 191,1 | 196,9 | 186,5 |

→ a s →

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 139,1 | | | | | | 131,3 | 131,9 | | | | |
| 2. | | | 133,9 | | | | 146,9 (169,0) | 251,5 | | | | |
| 3. | 97,5 | | 102,7 | | 104,0 | | 148,2 (176,8) | 180,0 | | 188,5 | | 103,3 |
| 4. | 191,1 | 193,0 | 202,1 | 198,2 | 162,5 | 156,6 | 150,8 (191,1) | 262,6 | 267,8 | 300,9 | 337,3 | 213,2 |

→ 1 = 1 μ.

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 137,8 | | | | | | | | | 147,5 | | | |
| 2. | 128,7 | | | 122,8 | | | | 129,3 | | | | 136,5 | |
| 3. | | 99,4 | | 94,2 | | 97,5 | | 102,7 | | 100,7 | | 105,3 | 109,2 |
| 4. | 198,9 | 195,0 | 198,9 | 185,9 | 176,1 | 185,9 | 197,6 | 217,1 | 208,6 | 209,9 | 231,4 | 240,5 | 291,2 |

| D. | | | *p* | | | | | *s* | | 1 = 1 μ. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | | | 94,9 | | | .... | | 97,5 | | |
| 2. | | | 97,5 | | | .... | | 100,7 | | |
| 3. | 100,1 | | | 98,1 | | .... | 104,6 | | 105,3 | |
| 4. | 105,3 | 107,9 | 113,7 | 125,4 | 112,4 | .... | 124,1 | 128,7 | 130,0 | 121,5 |
| | 96,8 | 108,5 | 103,3 | 102,7 | 107,2 | 92,3 | 96,8 | 122,8 | 113,7 | 120,9 | 99,4 |

*b* — kernlose Kammer.

*p* — enthält einen zusammengesetzten sekundär vergrößerten Kern.

*a* — kernlose Zelle.

*s* enthält einen einfachen sekundär vergrößerten Kern.

Die übrigen, mit Buchstaben nicht bezeichneten Zellen enthalten je einen primär vergrößerten Kern.

D. der übrigen Zellen = 94,2 μ — 104,0 μ.

# Über das Vorkommen des Mangans in der Pflanze und über seinen Einfluß auf Schimmelpilze.

Von

stud. phil. **Josef Gößl** (Prag).

## I. Historisches.

Schon seit langem ist bekannt, daß das *Mn* ein häufiger Bestandteil der Pflanzenaschen[1]) ist und nicht selten an Menge das vorhandene Eisen überwiegt. So findet es sich im Weißtannenholz[2]) mit 28% und in der Tannenrinde sogar mit 40%[3]) in der Asche. Die Nadelhölzer nehmen im allgemeinen mehr *Mn* auf als die Laubhölzer, auch in der Waldstreu kommt *Mn* oft in beträchtlicher Menge vor.[2]) Die umfassendsten Untersuchungen über das Vorkommen des *Mn* in der Pflanze verdanken wir Pichard.[4]) Er hat an einer großen Anzahl von Gewächsen der verschiedenen Pflanzenfamilien dasselbe nachgewiesen, sodaß er zum Schlusse kommt, daß das *Mn* allgemein in den Pflanzen verbreitet ist. Nach dem genannten Autor soll es sich hauptsächlich in den Blättern und Sprossen in größerer Menge vorfinden. Interessant ist ferner die Beobachtung von H. Molisch,[5]) daß die Eisenbakterien auch gewisse *Mn*-Verbindungen in ihrer Scheide zu speichern vermögen. Die Speicherung kann soweit gehen, daß die Fäden von *Leptothrix* 5—10 μ und mehr breit werden, daß also ebenso wie bei der Eisenspeicherung eine mächtige Entwicklung und Ausdehnung der Scheide damit verbunden ist. Ebenso fand Adler,[6]) daß *Anthophysa vegetans* in hohem Grade imstande sei, *Mn* zu speichern. Das Verhältnis zwischen den Dicken der Stiele bei den mit *Mn* gefütterten und den ohne *Mn* gezogenen Tieren stellte sich nach Adler sogar wie 50·8 μ: 20·7 μ.

[1]) Wolffs „Aschenanalysen“, 1871, und Schröder „Jahresber. für Agrikulturchemie“, 1878.

[2]) Ebermayer, „Physiologische Chemie der Pflanzen“.

[3]) Wolff, l. c.

[4]) Pichard „Compt. rendus. Bd. 126. pag. 530.

[5]) Molisch, H., „Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen“. Jena 1892. pag. 71.

[6]) Adler, Oskar. Über Eisenbakterien in ihrer Beziehung zu den therapeutisch verwendeten natürlichen Eisenwässern. (Centbl. f. Bakt. etc. Abt. II. Bd. XI. 1903. S. 218.)

G. Bertrand[1]) wies es in den Pilzen und in der Asche oxydierender Fermente nach, besonders in der der Laccase. Aso[2]) fand es als Bestandteil eines Nucleoproteids aus Teeblättern. Auch im Tierkörper findet es sich, aber in viel geringerer Menge als in der Pflanze, darüber vergleiche man O. von Fürth.[3])

Aber trotz dieses häufigen und oft reichlichen Vorkommens lehren die wenigen aber exakten Versuche,[4]) die mit *Mn*-Verbindungen angestellt wurden, daß *Mn* das ihm so nahe verwandte Eisen nicht zu ersetzen vermag, ja sogar einen schädlichen Einfluß ausübt.[5])

K. Aso und S. Sava[6]) haben sich mit der physiologischen Wirkung von *Mn*-oxydulsalzen auf Pflanzen beschäftigt, und um die Art der Wirkung festzustellen, brachten die Verfasser junge Erbsenpflanzen von 16—17 cm Höhe in eine Lösung von 0·1 % $Mn\,SO_4$ und untersuchten die gelb gewordenen Blätter der nach einigen Tagen eingehenden Pflanzen auf das Vorkommen oxydierender Enzyme. Die Reaktion mit Guajaktinktur fiel stärker aus als im Kontrollversuche, wo kein *Mn* vorhanden war, selbst wenn die Oxydase durch Erwärmen zerstört wurde. In Gegenwart von *Mn*-Salzen üben die Oxydasen, wie schon G. Bertrand[7]) fand, eine stärker oxydierende Kraft aus. Das *Mn* scheint nach O. Loew[8]) ebenso zu wirken, wie eine Vermehrung der Oxydasen, die nach Beobachtungen von A. F. Woods bei Verletzung von Blättern durch manche Blattlausarten und parasitäre Pilze eintritt und zur Gelbfärbung der verletzten Teile führt. — Es wurden dann weitere Kulturversuche mit verdünnteren *Mn*-Lösungen (0·02 % $MnSO_4$) von K. Aso und S. Sava[9]) angestellt, wobei den Pflanzen (Rettigkeimlinge, Gerste, Sojabohnen und Reis) alle mineralischen Nährstoffe dargeboten wurden. Diese Versuche ergaben eine Wachtumssteigerung derjenigen Pflanzen, die in *Mn*-haltigen Nährlösungen gezogen wurden. O. Loew[9]) erklärt diesen Einfluß des *Mn* hypothetisch aus dessen oben erwähnter Eigenschaft, die Wirkung der Oxydasen zu steigern, die so in den Stand gesetzt werden, gewisse dem Wachstum schädliche Stoffe, (Hemmungs- oder Ermüdungsstoffe), in den Zellen ebenso rasch zu oxydieren wie sie gebildet werden.

---

[1]) Bertrand, B., „Compt. rendus.“ Bd. 122. pag. 1132, 1215.

[2]) Aso, K., „Bulletin d. landwirtsch. Hochschule in Tokio.“ Bd. IV. No. 3.

[3]) von Fürth, O., Vergleichende chem. Physiologie der niederen Tiere. 1903. pg. 274.

[4]) Molisch, H., „Die mineralische Nahrung der niederen Pilze.“ (Sitz. Ber. d. Wiener Akad. Bd. CIII. Abt. I. Okt. 1894. pag. 565.)

[5]) Birner und Lucanus. „Landwirtsch. Versuchsstation.“ Bd. 8. pag. 216.

[6]) Loew, O., K. Aso und Sava. „Flora allg. Bot. Zeit.“ Erg.-Bd. 91. pag. 264—273.

[7]) Bertrand, G., Compt. rend. Bd. 120. pag. 266.

[8]) l. c. Flora. Erg.-Bd. 91. pg. 264—273.

[9]) l. c. pg. 273.

## II. Über den Nachweis des *Mn* in der Pflanze.

Auf die gewöhnlichen makrochemischen Reaktionen des *Mn* einzugehen, liegt mir ferne, da dieselben allgemein bekannt sind. Ich ging zunächst daran, die bekannten mikrochemischen Fällungsmethoden, wie sie in den Werken von Haushofer[1]) und Behrens[2]) angegeben werden, zu prüfen, und zwar die Fällung des *Mn* als a) $Mn\,C_2\,O_4 . 3\,H_2\,O$, b) $MnO_2$ und c) $Mn\,NH_4 \cdot PO_4 + 6\,H_2\,O$.

Meine zahlreichen Versuche über die erste Fällung bestätigen die Befunde der beiden Forscher. Wegen der geringen Empfindlichkeit dieser Reaktion kann ich dieselbe für meine Zwecke nicht besonders empfehlen. (Grenze 1 $\mu$g *Mn*.) Dagegen erwies sich die dritte Reaktion sehr empfindlich.

Das $Mn\,NH_4 \cdot PO_4 \cdot 6\,H_2\,O$ wird nach Behrens[3]) in der Weise gefällt, daß man $Na\,H\,NH_4 \cdot PO_4 + 4\,H_2\,O$ in $NH_3$ löst und einen Tropfen dieser Lösung mit dem erwärmten und mit $NH_4 \cdot Cl$ versetzten Tropfen der sauren *Mn*-Lösung zusammenbringt. Nach meinen Erfahrungen wird zweckmäßig die Fällung so ausgeführt, daß man einen Tropfen der *Mn*-Lösung mit einem Tropfen $Na\,H\,NH_4\,PO_4 + 4\,H_2\,O$-Lösung zusammenbringt und das Ganze im $NH_3$-Dampf einige Zeit stehen läßt, wo sich dann unter der Decke eines braunen Niederschlages die hemimorphen Kristalle von $Mn\,NH_4\,PO_4 + 6\,H_2\,O$ ausbilden. Sie haben genau dieselbe Gestalt wie die analog zusammengesetzten Kristalle der Doppelverbindungen von *Fe-Co-Ni* und $Mg\,NH_4\,PO_4 + 6\,H_2\,O$, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß sie, wie es schon Behrens[3]) betonte, am Objektträger haften bleiben. Sie haben die typische Sargdeckelform und können eine Länge von 40 $\mu$ erreichen. Für die weiteren Untersuchungen ist es zweckmäßig, die am Objektträger haftenden Kristalle mit Wasser zu reinigen und dann die Anwesenheit von *Mn* etwa nach Behrens[4]) durch Behandeln der Kristalle mit $KOH$ oder $Na\,OH$ oder $KOH$ und $H_2\,O_2$, wodurch dieselben unter Beibehaltung der Kristallform gelbbraun gefärbt werden, darzutun.

Ein bedeutender Nachteil ist nun der, daß das *Co*-Doppelsalz ganz dieselbe Braunfärbung aufweist.

Bei der Bestimmung der Empfindlichkeitsgrenze des *Mn* als $Mn\,NH_4\,PO_4 \cdot 6\,H_2\,O$ erhielt ich den Wert von 0·018 $\mu g$ *Mn*. (Grenze nach Behrens[6]) 0·3 $\mu g$ *Mn*). — Es ergibt sich eine optimale Leistung des Reagens bei der Entnahme von Tropfen einer 0·05 % $Mn\,SO_4$- und 0·5 % $Na\,H\,NH_4\,PO_4 + 4\,H_2\,O$-Lösung.

[1]) Haushofer. „Mikrochemische Reaktionen." Braunschweig 1885. pag. 96.
[2]) Behrens. „Anleitung zur mikrochemischen Analyse." Hamburg. Leipzig 1895. pag. 47.
[3]) l. c. pg. 47.
[4]) Behrens. l. c.
[5]) Behrens, l. c.
[6]) Behrens. l. c. pg. 46.

wobei sich die in betracht kommenden Substanzen $Mn : P = 1·82 : 1·13$ verhalten: es kommt also, wie O. Richter[1]) bereits gegenüber Behrens betont hatte, nicht in erster Linie darauf an, die Reagentien möglichst konzentriert zu verwenden, sondern in einem Verhältnis, das durch die Verbindungsgewichte angezeigt ist.

Es war bisher nicht möglich, mikrochemisch $Mn$ bei gleichzeitiger Anwesenheit von $Co$, $Ni$, $Fe$ und $Mg$ nachzuweisen, bei meinen Untersuchungen kam ich auf eine Methode, die dies gestattet. Es fiel mir auf, daß durch Zusatz von $^1/_{10}\, n\, KMnO_4$ zu $MnNH_4PO_4 \cdot 6\,H_2O$ Kristallen, dieselben binnen wenigen Minuten lebhaft tief braun gefärbt werden. Die Färbung wird umso deutlicher, wenn nach erfolgter Bräunung der Reagenstropfen mit Wasser abgewaschen wird.

Es lag nun die Frage nahe, wie sich das von mir angegebene Reagens auf $Mn$ gegenüber den isomorphen Doppelsalzen von $Fe$, $Co$, $Ni$ und $Mg$ verhalte, wobei mich gleichzeitig der Gedanke leitete, es könnte diese Reaktion eine eindeutige für $Mn$ sein.

Bezüglich der Unterscheidung von $Fe$, $Mn$, $Co$, $Ni$ und $Mg$ gibt Behrens nur Trennungen an, aber keine einzige Reaktion, die es möglich macht, $Mn$ mitten unter den anderen Doppelsalzen direkt unter dem Mikroskope zu erkennen. Meine Reaktion macht dies aber möglich. Die betreffenden Doppelverbindungen kann man sich höchst einfach in der von mir früher angegebenen Weise verschaffen.

Im besonderen sei hier erwähnt, daß die Eisenkristalle am besten so gelingen, daß man die Tropfen der Eisenlösung und $NaHNH_4PO_4 \cdot 4\,H_2O$-Lösung, aufeinander einwirken läßt, ein Deckglas darauf gibt, und von der Seite her einen Tropfen $NH_3$ hinzubringt.

Die so hergestellten Doppelverbindungen von $Fe$, $Mn$, $Co$, $Ni$ und $Mg$ wurden nun auf dem Objektträger, jede für sich, mit einem Tropfen $\frac{n}{10}\,KMnO_4$ behandelt. Ich betrachtete die Kristalle unter dem Mikroskope nach Verlauf einer Viertelstunde bei 50facher Vergrößerung und fand, daß die Krystalle von $Fe$, $Co$, $Ni$ und $Mg$ vollkommen farblos blieben, während die $Mn$-Kristalle schön dunkelbraun gefärbt wurden. Bei den weiteren Untersuchungen ergab sich, daß die Braunfärbung schon deutlich bei einer Einwirkungszeit von fünf Minuten stattfand. Besonders erwähnen will ich, daß diese $Mn$-Krystalle die Reaktion auch bei der Empfindlichkeitsgrenze noch deutlich zeigen.

Beim Eisen habe ich anfangs das käufliche $FeSO_4$ verwendet und fand neben farblosen auch braun gefärbte Kristalle, was mir sehr auffiel. Ich prüfte das $FeSO_4$ auf $Mn$ und konnte dies darin wirklich nachweisen. Damit war die Braunfärbung der Kristalle sofort erklärt. Ich verschaffte mir chemisch

[1]) Richter, O., „Untersuchungen über das $Mg$ in seinen Beziehungen zur Pflanze." Teil I. (Sitz. Ber. der kais. Akad. d. W. in Wien. Bd. CXI. Abt. I. April 1902. pg. 178—179).

reines $FeSO_4$ von Merck und führte damit die Reaktion aus. In diesem Falle blieben alle Kristalle farblos.

Aus diesen angeführten Versuchen ergibt sich, daß nach der Methode, wie ich sie angewendet habe, nämlich $Mn\,NH_4\,PO_4 \cdot 6\,H_2O$ Kristalle durch Behandeln mit $\frac{n}{10}\,KMnO_4$ braun zu färben, das $Mn$ unter dem Mikroskope für sich und neben den anderen isomorphen $NH_4$-Doppelsalzen deutlich nachgewiesen werden kann.

## III. Verbreitung des *Mn* im Pflanzenreiche.

Mit dieser Reaktion ausgerüstet, habe ich es nun versucht, das $Mn$ in den Pflanzen nachzuweisen, was sowohl in den Aschen, wie auch in trockenen und frischen Gewächsen gelang, selbst an Schnitten, die zur mikroskopischen Beobachtung dienten. Über die Versuchsanstellung vergleiche das früher Gesagte. Ergänzend will ich hier nur bemerken, daß die Schnitte in 0·1% $HCl$ behufs Lösung schwerer löslicher $Mn$-Verbindungen gelegt wurden, und nach Ausführung der Reaktion dieselben in einer feuchten Kammer mit $NH_3$-Dampf stehen blieben. Am anderen Tage zeigten sich um das Gewebe herum Kristalle, von deren Charakter man sich durch Zusatz von $KMnO_4$, wobei sie sich braun färbten, überzeugen konnte. Die Asche wurde sowohl meiner mikrochemischen- als auch der makrochemischen Reaktion, mittelst Soda und Salpeter unterworfen, bei welch letzterer Reaktion im Falle des Vorhandenseins von $Mn$ eine grüne Schmelze entsteht. Zum Veraschen wurden Herbarpflanzen verwendet in Stücken von etwa 1 cm² Größe. Die untersuchten Pflanzen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt, in der 1 in der betreffenden Rubrik entweder viel oder wenig $Mn$ bedeutet.

### *Thallophyta:*

| *Klasse* | *Art* | *Reaktion* | |
|---|---|---|---|
| | | *viel* | *wenig* |
| *Algae:* | *Nostoc commune Vauch.* | | 1 |
| | *Rivularia Sprengliana Ktz.* | 1 | |
| | *Zygnema stellinum Ktz.* | | 1 |
| | *Nitella flexilis Ag.* | 1 | |
| | *Oedogonium capillare Ktz.* | 1 | |
| | *Chara intermedia A. Br.* | 1 | |
| | *Sargassum vulgare Ag.* | | 1 |
| | *Valonia aegagrophylla Ag.* | 1 | |
| | *Chondrus crispus Ag.* | | 1 |
| | *Porphyra vulgaris Ag.* | | 1 |
| *Fungi:* | *Claviceps purpurea Tul.* | | 1 |
| | *Boletus edulis Dill.* | 1 | |
| | *Boletus scaber Fr.* | 1 | |
| | *Russula vesca Fr.* | 1 | |
| | *Cantharellus cibarius Fr.* | | 1 |
| | *Amanita muscaria Pers.* | 1 | |
| | *Tuber mesentericum Mich.* | 1 | |
| | *Bovista plumbea Pers.* | | 1 |

| Klasse | Art | Reaktion | |
|---|---|---|---|
| | | viel | wenig |
| Lichenes: | *Usnea barbata* Fr. | 1 | |
| | *Usnea hirta* Hoffm. | 1 | |
| | *Cladonia rangiferina* Ach. | 1 | |
| | *Parmelia parietina* Ach. | 1 | |
| | *Roccella tinctoria* D. C. | | 1 |
| | *Evernia prunastri* Ach. | | 1 |
| | *Graphis scripta* L. | 1 | |
| | *Cetraria islandica* Ach. | | 1 |
| | **Archegoniatae.** | | |
| Bryophyta | *Marchantia polymorpha* L. | | 1 |
| | *Sphagnum acutifolium* Ehrb. | 1 | |
| | *Dicranum palustre* Brid. | 1 | |
| | *Bryum intermedium* Brid. | | 1 |
| | *Funaria hygrometrica* Hedw. | 1 | |
| | *Polytrichum urnigerum* Brid. | | 1 |
| | *Hypnum splendens* Dill. | | 1 |
| | *Plagiothecium undulatum* Schimp. | 1 | |
| | *Homalia trichomanoïdes* Schimp. | 1 | |
| | *Fontinalis antipyretica* L. | 1 | |
| Pteridophyta | *Polypodium vulgare* L. | | 1 |
| | *Aspidium Filix mas* Sw. | 1 | |
| | *Woodsia ilvensis* R. Br. | 1 | |
| | *Asplenium viride* Huds. | 1 | |
| | *Pteris aquilina* L. | 1 | |
| | *Cystopteris fragilis* Bernh. | | 1 |
| | *Osmunda regalis* L. | 1 | |
| | *Salvinia natans* L. | 1 | |
| | *Pilularia globulifera* L. | 1 | |
| | *Equisetum arvense* L. | | 1 |
| | *Lycopodium clavatum* L. | | 1 |
| | *Isoëtes lacustris* L. | 1 | |
| | *Marsilia quadrifolia* L. | 1 | |

| Klasse | Art | Reaktion | | Untersuchte Organe od. Gewebe | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | viel | wenig | Blatt | Stgl. | Holz |
| | **Phanerogamae:** | | | | | |
| Gymnospermae (Coniferae) | *Taxus baccata* L. | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Juniperus communis* L. | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Pinus silvestris* L. | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Abies alba* Miller | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Picea excelsa* Link | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Larix decidua* Miller | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Tsuga canadensis* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Thuja occidentalis* L. | | 1 | 1 | | 1 |

| Klasse | Familie | Art | Reaktion | | Untersuchte Organe od. Gewebe | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | viel | wenig | Blatt | Blüte | Stgl. |
| *Angiospermae* | *Typhaceae* | *Typha latifolia L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| *a) Monocotyledoneae* | *Potamogetonaceae* | *Potamogeton natans L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Zostera marina L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Alismaceae* | *Alisma Plantago L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Butomaceae* | *Butomus umbellatus L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Hydrocharitaceae* | *Elodea canadensis Rich. u. Mich.* | 1 | | 1 | 1 | |
| | | *Hydrocharis Morsus ranae L.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | *Gramineae* | *Oryza sativa L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Avena sativa L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Poa annua L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Festuca rubra L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Bromus secalinus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Triticum sativum Lamark* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Secale cereale L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Hordeum sativum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Lolium perenne L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Cyperaceae* | *Scirpus maritimus L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Eriophorum angustifolium Roth.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Carex dioica L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Araceae* | *Arum maculatum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Acorus Calamus L.* | 1 | | 1 | 1 | |
| | *Lemnaceae* | *Lemna trisulca L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Liliaceae* | *Allium strictum Schrader* | | 1 | 1 | 1 | |
| | | *Gagea bohemica Schultes* | | 1 | 1 | 1 | |
| | | *Asparagus officinalis L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Convallaria majalis L.* | | 1 | 1 | 1 | |
| | | *Colchicum autumnale L.* | | 1 | 1 | 1 | |
| | *Amaryllidaceae* | *Galanthus nivalis L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Leucojum vernum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Iridaceae* | *Iris germanica L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Crocus vernus L.* | | 1 | 1 | 1 | |
| | *Orchidaceae* | *Orchis purpurea Huds.* | | 1 | 1 | 1 | |
| | | *Neottia Nidus avis Rich.* | | 1 | 1 | 1 | |
| | | *Coralliorrhiza innata R. Br.* | 1 | | 1 | | |
| *b) Dicotyledoneae* | *Salicaceae* | *Salix viminalis L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Juglandaceae* | *Juglans regia L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Betulaceae* | *Corylus Avellana L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Carpinus Betulus L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Betula verrucosa Ehrh.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Alnus glutinosa Gaert.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Fagaceae* | *Quercus rubra L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Fagus silvatica L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Ulmaceae* | *Ulmus campestris L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Urticaceae* | *Urtica dioica L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Humulus Lupulus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Cannabis sativa L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Loranthaceae* | *Viscum album L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Polygonaceae* | *Rumex Acetosa L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Polygonum Bistorta L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Chenopodiaceae* | *Atriplex patulum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Beta vulgaris L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Caryophyllaceae* | *Dianthus deltoides L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Agrostemma Githago L.* | | 1 | | | |
| | *Nymphaeaceae* | *Nymphaea alba L.* | 1 | | 1 | 1 | |

| *Klasse* | *Familie* | *Art* | *Reaktion* | | *Untersuchte Organe od. Gewebe* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *viel* | *wenig* | *Blatt* | *Blüte* | *Stgl.* |
| | *Ranunculaceae* | *Hepatica nobilis Schreber* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Caltha palustris L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Helleborus niger L.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | *Berberidaceae* | *Berberis vulgaris L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Lauraceae* | *Laurus nobilis L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Papaveraceae* | *Papaver somniferum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Chelidonium majus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Cruciferae* | *Isatis tinctoria L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Lepidium sativum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Raphanus Raphanistrum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Brassica napus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Droseraceae* | *Drosera rotundifolia L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Saxifragaceae* | *Saxifraga granulata L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Rosaceae* | *Spiraea salicifolia L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Rubus fructiosus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Fragaria vesca L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Prunus domestica L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Papilionaceae* | *Lathyrus palustris L.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | | *Phaseolus vulgaris L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Pisum sativum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Trifolium pratense L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Vicia sativa L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Tropaeolaceae* | *Tropaeolum majus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Linaceae* | *Linum usitatissimum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Euphorbiaceae* | *Euphorbia palustris Lmk.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Ricinus vulgaris L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Hippocastanaceae* | *Aesculus Hippocastanum L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Vitaceae* | *Vitis vinifera* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Tiliaceae* | *Tilia grandifolia* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Malvaceae* | *Malva silvestris L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Althaea officinalis L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Violaceae* | *Viola tricolor L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Thymelaeaceae* | *Daphne Mezereum L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Onagraceae* | *Trapa natans L.* | 1 | | 1 | | |
| | *Araliaceae* | *Hedera Helix L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Umbelliferae* | *Daucus Carota L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Cicuta virosa L.* | 1 | 1 | 1 | | 1 |
| | *Cornaceae* | *Cornus alba Auct.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Ledum palustre L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Vaccinium Myrtillus L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Vaccinium Vitis idaea L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Erica Tetralix L.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | *Oleaceae* | *Ligustrum vulgare L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Fraxinus excelsior L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Primulaceae* | *Cyclamen europaeum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Hottonia palustris L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | *Gentianaceae* | *Gentiana verna L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Erythraea Centaurium Pers.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Convolvulaceae* | *Convolvulus arvensis L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Borraginaceae* | *Pulmonaria officinalis* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Myosotis palustris Rth.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | | *Echium vulgare* | | 1 | 1 | | 1 |

| *Klasse* | *Familie* | *Art* | *Reaktion* | | *Untersuchte Organe od. Gewebe* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *viel* | *wenig* | *Blatt* | *Blüte* | *Stgl.* |
| | *Labiatae* | *Stachys palustris L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Salvia officinalis L.* | | | 1 | 1 | 1 |
| | | *Mentha rotundifolia L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Solanaceae* | *Solanum tuberosum* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Atropa Belladonna* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Scrophulariaceae* | *Linaria vulgaris Mill.* | 1 | | 1 | 1 | 1 |
| | | *Euphrasia officinalis H.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Verbascum thapsiforme Schr* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Plantaginaceae* | *Plantago lanceolata L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Litorella lacustris L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Rubiaceae* | *Rubia tinctorum L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Asperula odorata L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | *Valerianaceae* | *Valeriana dioica L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Valerianella olitoria Much.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Cucurbitaceae* | *Cucumis sativus L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Cucurbita Pepo L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | *Compositae* | *Tussilago Farfara L.* | 1 | | 1 | | 1 |
| | | *Bellis perennis L.* | | 1 | 1 | | 1 |
| | | *Taraxacum officinale Weber* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Centaurea Cyanus L.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Hieracium bohemicum Fr.* | | 1 | 1 | 1 | 1 |

Mit diesen Befunden, die ich auf Grund der vorangegangenen Versuchsreihe erhalten habe, sind die Untersuchungen von Pichard[1]) vollständig bestätigt, darin nämlich, daß das *Mn* außerordentlich weit im Pflanzenreiche verbreitet ist.

Hervorheben muß ich jedoch, daß es mir nicht gelungen ist, *Mn* in *Cuscuta Epilinum* (Weihe) nachzuweisen. Ob hier überhaupt nicht *Mn* vorhanden war oder in nicht nachweisbarer Menge, wage ich nicht zu entscheiden.

Aus diesen Untersuchungen geht ferner hervor, daß Sumpf- und Wasserpflanzen im allgemeinen mehr *Mn* speichern, wie die Bodenpflanzen. Auffallend ist auch das Verhalten der Nadelhölzer, die, — ich erinnere an die Aschenanalysen von Wolff,[2]) — das *Mn* entschieden leichter aufnehmen wie die Laubhölzer. Am meisten *Mn* ist gewöhnlich in der Rinde und im Holze angesammelt.

## IV. Einfluß des *Mn* auf die Entwicklung der Pilze.

Nach mehrfachen Angaben in der Literatur wirken gewisse Metallsalze auf Pilze in größerer Menge giftig, in geringerer Menge als Reizmittel beim Wachstum. So hat Raulin[3]) gezeigt, das kleine Mengen von *Mn* das Erntegewicht der Pilze steigern, und M. Richard[4]) hat dargetan, daß wirksame Gifte in ähnlicher Weise als Reizmittel wirken, wenn sie in außerordentlich verdünnten Lösungen geboten werden. Doch ist bei derartigen Untersuchungen immer zu beachten, daß das *Mn*,

[1]) Pichard, l. c.
[2]) Wolff, l. c.
[3]) Raulin, Annal. de. sienc. naturelle 1869. Sér. V. Bd. 11. pag. 252.
[4]) Richard, M., „Pringsheim's Jahrb." Bd. 30. 1897. pag. 665.

wie H. Molisch[1] nachgewiesen hat, keinen wesentlichen Bestandteil der Pilznahrung ausmacht, und daß es das *Fe*, diesen so wichtigen Nährstoff der Pflanze, ebensowenig wie *Co* oder *Ni* zu ersetzen vermag.

In meinen folgenden Untersuchungen soll nun gezeigt werden, daß das *Mn* als Reizmittel auf Pilze wirken kann, aber nicht immer, sondern, daß der Erfolg abhängt von der Zusammensetzung der jeweilig verwendeten Nährlösung.

Für die Nährlösungen wurden chemisch reine Substanzen verwendet, wie sie die Firma Merck liefert.

Als Kulturgefäße wurden Erlenmeyer'sche Kolben benutzt, mit je 50 cm³ der betreffenden Nährlösung beschickt, mit Watte verschlossen, sterilisiert und schließlich mit dem Pilze geimpft. Zu jeder Versuchsreihe wurden 16 Kolben verwendet und je zwei (a, b) mit der gleichen Menge der betreffenden *Mn*-Verbindung versetzt. Die Pilze wurden im Dunkelthermostaten bei einer Temperatur von 32—34° C für *Aspergillus niger van Tiegh.* und 20—22° C für *Penicillium glaucum* gezüchtet. Nach Beendigung des Versuches wurden die Mycelien mit destilliertem Wasser gewaschen, bei 100° C getrocknet und gewogen.

I. Versuchsreihe mit *Aspergillus niger van Tiegh.*

Nährlösung: 500 g Wasser,
25 g Rohrzucker,
2·5 g Chlorammonium,
0·25 g Magnesiumsulfat,
0·25 g Monokaliumphosphat,
Spur Eisenvitriol.

Beginn des Versuches am 10. 1. 1903.

Am 2. Tage war in allen Kolben ein kleines Mycel entwickelt. Bereits am 4. Versuchstage war der Unterschied zwischen den *Mn*-freien und *Mn*-haltigen Kulturen ein sehr auffälliger, die Mycelmasse in den *Mn*-Kulturen deutlich gefördert und außerdem in den Versuchen III a b — V a b das Mycel zitronengelb gefärbt. Die Fruktifikation hatte bereits begonnen und war zunehmend mit dem *Mn*-Gehalt, sodaß im Kolbenpaar VIII die ganze Pilzdecke schwarzbraun erschien. Die Farbe der Nährlösungen war schwachbraun. In der folgenden Zeit änderte sich am Versuche im allgemeinen nichts mehr. Am 26. 1. wurde das Erntegewicht bestimmt, also nach Verlauf von 16 Tagen mit folgendem Ergebnis:

| % $MnSO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·1% | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 0·8674 | 0·8941 | 0·9236 | 1·0320 | 1.0038 | 0·9982 | 1·1042 | 1·1148 |
| | b | 0·9210 | 0·9338 | 1·0080 | 0·9766 | 1·0663 | 0·9776 | 1·1296 | 1·1432 |

[1] Molisch, H., „Die mineralische Nahrung der niederen Pilze". (l. c. pag. 554.)

### II. Versuchsreihe mit *Penicillium glaucum.*

Die Bedingungen waren dieselben wie im vorhergegangenen Versuche. Er wurde am 13. 12. eingeleitet, und am 15. 12. erschien wieder in allen Kolben ein kleines weißes Mycel. Im großen und ganzen war mit steigendem *Mn*-Gehalt wieder eine Förderung in der Entwicklung des Mycels zu bemerken, während die Fruktifikation mit zunehmenden *Mn*-Mengen gehemmt erschien. Die Pilzdecke in den *Mn*-Kulturen, namentlich in jenen mit viel $MnSO_4$-Zusatz, bestand aus neben und übereinander gelagerten, zumeist unregelmäßig wurstförmigen Inseln, wodurch ein eigenartiges Aussehen entstand. Das Mycel war knorpelig dicht gefügt, die Zellen oft kugelig angeschwollen. Das Erntegewicht gab folgendes Resultat:

| % $MnSO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·1% | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 0·1544 | 0·1344 | 0·1459 | 0·1795 | 0·2599 | 0·3875 | 0·3481 | 0·2569 |
| | b | 0·1420 | 0·1745 | 0·1690 | 0·1861 | 0·2330 | 0·3693 | 0·3543 | 0·3060 |

### III. Versuchsreihe mit *Aspergillus niger v. T.*

Die Nährlösung und Versuchsbedingungen wie vorher, nur wurde der Nährlösung 5 g Pepton auf 1000 g Wasser zugefügt. Beginn des Versuches am 31. 1. 1903. Am 4. 2. schien die Mycelbildung und Fruktifikation in dem Maße als *Mn* hinzugefügt wurde, allmählich abzunehmen. Doch dieser Unterschied glich sich mit der Versuchsdauer wieder aus, mit Ausnahme in denjenigen Kulturen, welche den höchsten *Mn*-Gehalt besaßen, wo eine mäßige Förderung zu sehen war. Auch ging die Mycelentwicklung und Fruktifikation viel schneller vor sich, als wenn ich Zucker allein verwendete. Die Farbe der Nährlösung war wieder braun und zwar umso dunkler, je mehr *Mn* darin enthalten war.

Erntegewicht nach 16 Tagen:

| % $MnSO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·1% | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 1·1063 | 1·2382 | 1·2980 | 1·2876 | 1·2146 | 1·2498 | 1·3324 | 1·4404 |
| | b | 1·1432 | 1·2176 | 1·2600 | 1·2738 | 1·2770 | 1·2762 | 1·4022 | 1·4228 |

### IV. Versuchsreihe mit *Penicillium glaucum.*

Nährlösung dieselbe wie im III.

Beginn des Versuches am 21. 1. 1903.

Am 3. Tage war das Mycel bereits entwickelt, ebenso hatte die Fruktifikation schon begonnen. Darüber ist dasselbe zu bemerken wie im vorigen Versuche, nämlich daß mit steigendem *Mn*-Gehalt die Mycelbildung und Fruktifikation anfangs zurückblieb, später aber allmählich der Ausgleich erfolgte. Ebenso trat der eigentümliche Habitus des Mycels in den Nährlösungen mit viel *Mn* wieder auf, der im vorhergehenden *Penicillium*-Versuche erwähnt wurde. Die Nährlösung war wieder braun, und nahm in dem Maße ab, als *Mn* hinzugefügt wurde. Bei der Ernte ergab sich folgendes:

| % $MnSO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·1% | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 0·6292 | 0·6585 | 0·6634 | 0·6706 | 0·6698 | 0·6756 | 0·7008 | 0·7708 |
| | b | 0·6300 | 0·6394 | 0·6582 | 0·6739 | 0·6748 | 0·6820 | 0·6924 | 0·7226 |

## V. Versuchsreihe *Aspergillus niger*.

Die Nährlösung war dieselbe wie in I., jedoch war anstatt Rohrzucker die gleiche Gewichtsmenge Glycerin zugesetzt worden. Beginn am 25. 2. Am 2. Versuchstage war die Mycelentwicklung und Fruktifikation gleichmäßig sichtbar. Diese gleichmäßige Entwicklung war auch in den folgenden Tagen zu konstatieren und erhielt sich bis zum Ende des Versuches. Dabei war die Fruktifikation in allen Kolben sehr gering, und schwach zunehmend mit steigendem *Mn*-Gehalt. Das Trockengewicht wurde am 15. Tage bestimmt mit folgendem Ergebnis:

| % $MnPO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·1% | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 0·6610 | 0·6834 | 0·7088 | 0·7560 | 0·7756 | 0·6840 | 0·6630 | 0·6360 |
| | b | 0·6540 | 0·6778 | 0·6910 | 0·7344 | 0·7620 | 0·6980 | 0·6246 | 0·6280 |

## VI. Versuchsreihe mit *Penicillium glaucum*.

Dieselbe Nährlösung wie in V.

Beginn am 5. 3. Am 2. Versuchstage deutlich sichtbares Mycel in allen Kolben. Nach Verlauf von 4 Tagen in den Kolbenpaaren III a b — V a b die Mycelbildung und Fruktifikation deutlich gefördert. Am 12. 3. erreichte die Fruktifikation, ansteigend von II a b — V a b, hier das Maximum und fiel allmählich bis VIII. Die Mycelmenge schien in allen Kolben die gleiche zu sein.

Trockengewicht:

| % $MnSO_4$ | | 0% | Spur | 0·01% | 0·01 | 1% | 2% | 5% | 10% |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. des Versuches | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| Trockengewicht i. Gramm | a | 0·1186 | 0·1206 | 0·1290 | 0·1316 | 0·1334 | 0·1510 | 0·1520 | 0·1490 |
| | b | 0·1216 | 0·1326 | 0·1220 | 0·2260 | 0·1605 | 0·1600 | 0·1370 | 0·1530 |

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß *Mn*-Verbindungen auf die Mycelentwicklung und Fruktifikation der Schimmelpilze tatsächlich förderlich einwirken können, daß dies aber nicht unter allen Umständen der Fall ist. Es hängt nämlich diese fördernde Reizwirkung im hohen Grade ab von der Zusammensetzung der Nährlösung. So zeigt sich in einer Rohrzucker haltigen Nährlösung bei *Aspergillus niger v. Tiegh*, mit steigendem *Mn*-Gehalt, eine Beförderung des Mycelwachstums und der Fruktifikation, bei *Penicillium glaucum* hingegen unter denselben Verhältnissen eine Steigerung der Mycelentwicklung, dagegen eine Hemmung der Fruktifikation.

Enthält die Nährlösung außer Zucker jedoch noch Pepton, so ergeben sich andere Resultate. Es ist nämlich dann die Mycelbildung und Fruktifikation mit zunehmenden *Mn*-Mengen anfänglich gehemmt, später wird aber die Mycelmenge vermehrt, während die Fruktifikation gehemmt bleibt.

Bei der Darbietung von kohlenstoffhaltiger Substanz in Form von Glyzerin verursacht *Mn* bei *Aspergillus niger* eine geringe Vermehrung des Erntegewichtes und Beförderung der Fruktifikation. Bei *Penicillium glaucum* nimmt die Fruktifikation nur bis zu einem gewissen Prozentgehalte zu, um dann allmählich wieder abzunehmen.

Selbst bei einem großen *Mn*-Überschuß, wie 20—25% $MnSO_4$, vermögen die Schimmelpilze noch zu gedeihen, nur schreitet unter diesen Verhältnissen die Entwicklung langsamer vorwärts.

## Zusammenfassung.

1. Man ist imstande, *Mn* mikrochemisch für sich und neben den anderen isomorphen Doppelsalzen des *Ammoniums* nachzuweisen, und zwar indem man $Mn\,NH_4\,PO_4 \cdot 6\,H_2\,O$ Kristalle mit $\frac{n}{10}\,K\,Mn\,O_4$ behandelt, wobei sich dieselben im Gegensatze zu den anderen isomorphen $NH_4$-Doppelsalzen tief dunkelbraun färben.
2. In Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Pichard hat sich gezeigt, daß das *Mn* im Pflanzenreich außerordentlich weit verbreitet ist. Besonders sind es aber die Sumpf- und Wasserpflanzen, die im allgemeinen mehr *Mn* speichern, wie jene Pflanzen, die auf trockenem Boden wachsen. Auffällig sind ferner die Nadelhölzer,

die sich auch durch einen besonderen *Mn*-Reichtum gegenüber den Laubhölzern auszeichnen.

3. Die *Mn*-Verbindungen wirken auch als Reizmittel auf das Wachstum und die Fruktifikation der Schimmelpilze. Aber nicht unter allen Umständen, es hängt nämlich diese förderliche Reizwirkung im hohen Grade ab von der Zusammensetzung der Nährlösung.

Zum Schlusse erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Molisch, sowie Herrn Assistenten Dr. O. Richter, meinen aufrichtigen Dank ausspreche für die lehrreichen Ratschläge, mit denen sie vorliegende Arbeit stets gefördert haben.[1])

Prag, Pflanzen-physiologisches Institut der k. k. deutschen Universität.

[1]) Das Manuskript wurde am Anfange dieses Jahres abgeschlossen. Es konnten daher die inzwischen erschienenen interessanten Arbeiten von:

Oskar Löw und Seiroku Honda: „Über den Einfluß des Mangans auf Waldbäume",

K. Aso, „On the Practical Application of Manganous Chlorid in Riceculture".

M. Nagaoka, „On the Stimulating Action of Manganese upon Rice II",

Y. Fukutome, „On the Influence of Manganese Salts on Flax".

B. Schorler, „Beiträge zur Kenntnis der Eisenbakterien",

nicht mehr berücksichtigt werden.

# Beiträge zur Stärkebildung in der Pflanze.

Von

**Reinhard** und **Suschkoff.**

Charkow. Pflanzenphysiol. Laboratorium.

Die Frage der Stärkebildung aus löslichen organischen Verbindungen nimmt eine wichtige Stelle in der Physiologie der Pflanzen ein, weil sie in so manche Frage des Stoffwechsels eingreift.

Es ist deswegen nicht merkwürdig, daß eine ganze Reihe von Forschern sich für dieselbe interessiert und sie zu klären bemüht hat. Zu ihren Versuchen benutzten sie die verschiedensten Pflanzen: Algen, Pilze und höhere Pflanzen. Zur Prüfung auf Stärkebildung in denselben nahm man hauptsächlich Zuckerarten, Alkohol, organische Säuren und deren Salze.

Weniger achteten fast alle Forscher auf die äußeren Bedingungen der Stärkebildung aus den oben angeführten organischen Stoffen. So hat Boehm[1]) fast ausschließlich den Einfluß der Konzentration der Zuckerlösungen berücksichtigt, den der Temperatur nur berührend.

A. Meyer[2]) hat nur die Tauglichkeit zahlreicher organischer Stoffe zur Bildung und Anhäufung von Stärke in der Pflanze untersucht. Besondere Aufmerksamkeit auf die Verschiedenheit der Objekte hat Nadson[3]) gerichtet, welcher unter anderem sich verneinend über einen Einfluß der Temperatur auf die Stärkebildung aussprach.

Winkler[4]) dagegen hat die Frage nach den Bedingungen für die Stärkebildung aus Zucker näher berührt. Bezüglich des Einflusses der Temperatur auf diesen Prozeß zeigte er, daß das Minimum für die Pflanzen unserer Zone ungefähr bei 6 bis 8 ° C. liegen müsse, das Maximum bei 45 ° C. und das Optimum zwischen 10—20 ° C.

Endlich ist von Puriewitsch[5]) der Einfluß des Äthers auf die Stärkebildung studiert worden. Seine Versuche zeigten, daß Äther nicht nur die Bildung von Stärke hemmt, sondern sogar die Lösung der schon aufgespeicherten Stärke befördert.

Zweck vorliegender, auf Vorschlag von Herrn Prof. W. Zaleski ausgeführter Arbeit ist, näher auf die Bedingungen der Stärkebildung aus Zucker, nämlich den Einfluß der Tempe-

ratur und chemischer Agentien einzugehen, da der Einfluß derselben noch wenig bekannt ist.

Als Versuchsobjekte dienten uns etiolierte Blätter der *Vicia Faba Windsor*. Die Blätter wurden von 20—30 Tage alten Pflanzen vorsichtig abgepflückt und dann auf einer 10 % igen Zuckerlösung gehalten. Die bestimmte Menge der Lösung wurde in Glasschalen gegossen und diese mit nicht zu dicht schließenden Glasplatten bedeckt und dann mit den Blättern ins Dunkle gestellt.

In den Versuchen, in welchen der Einfluß der Temperatur auf Stärkebildung geprüft wurde, blieb ein Teil der Glasgefäße im Laboratorium bei einer Temperatur von 18—20 ° C. Ein anderer Teil wurde in den Thermostat mit konstanter Temperatur und ein dritter Teil in einen kalten Raum gestellt. In anderen Versuchen wurde ein Teil der Blätter in eine 10 % ige Zuckerlösung gelegt und der übrige in eben eine solche Lösung mit Hinzufügung des einen oder des andern Stoffes, dessen Einfluß auf die Stärkebildung geprüft werden sollte. Die ersteren Blätter dienten zur Kontrolle, und die Versuche gingen bei Zimmertemperatur vor sich (18—20 ° C.).

Versuche, deren Einzelheiten wir hier nicht beschreiben werden, zeigten uns, daß eine 10 % ige Lösung von Saccharose und eine 5 % ige Lösung von Laevulose und Glykose die besten Konzentrationen zur Stärkebildung darstellen. — Daraus sieht man deutlich den Einfluß der osmotischen Bedingungen für den Verlauf des von uns geprüften Prozesses. Vergleicht man die oben angeführten Zuckerlösungen, in genannter Konzentration, untereinander in Bezug auf die Schnelligkeit ihrer Verwandlung in Stärke, so finden wir, daß sie in folgende Reihe zu bringen sind: Saccharose, Laevulose, Glycose. Aus diesem Grunde nahmen wir zu unseren Versuchen eine 10 % ige Lösung der Saccharose als die beste für Stärkebildung in etiolierten Blättern von *Vicia Faba*.

Die Prüfung auf den Stärkegehalt der Blätter geschah nach der bekannten Methode von Sachs-Boehm; sie wurde fast täglich vorgenommen. Zu den Versuchen wurden möglichst gleichartige Blätter gewählt, da mit dem Alter derselben die Energie der Stärkebildung aus Zucker Veränderungen unterworfen ist. Die Blätter wurden entweder direkt zu den Versuchen verwandt oder nach vorheriger Zufuhr von Zucker, da zu erwarten war, daß das erste Auftreten von Stärke und deren weitere Anhäufung sich verschieden gegenüber der Einwirkung ein und desselben Stoffes verhalten würden. —

Wollen wir jetzt den Einfluß der Temperatur auf die Stärkebildung betrachten. Die Versuche wurden bei 7—9 °, 18—25 °, 35—37 ° C. angestellt. Da aber die Blätter nicht lange bei 35 ° bis 37 ° C. leben können, benutzten wir Blätter, welche schon genügende Stärke angehäuft hatten infolge dessen, daß sie vorher schon einige Zeit bei gewöhnlicher Temperatur auf Zuckerlösungen gelegen hatten.

I.

Die Blätter, welche im Laufe von 8 Tagen mäßig Stärke gespeichert haben (bei 18 ° C.), kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung bei folgender Temperatur.

| Tage | 9 ° C. | 18 ° C. | 35 ° C. |
|---|---|---|---|
| I. | mäßig | viel | mäßig |
| II. | — | — | — |
| III. | wenig | sehr viel | wenig |

II.

Die Blätter, welche im Laufe von 12 Tagen mäßig Stärke gespeichert haben (bei 18 ° C.), kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung bei folgender Temperatur:

| Tage | 9 ° C. | 18 ° C. | 35 ° C. |
|---|---|---|---|
| I. | mäßig | viel | wenig |
| II. | wenig | sehr viel | mäßig |
| III. | Spuren | sehr viel | wenig |

III.

Die Blätter, welche im Laufe von 9 Tagen mäßig Stärke gespeichert haben (bei 18 ° C.), kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung bei folgender Temperatur:

| Tage | 7 ° C. | 18 ° C. | 37 ° C. |
|---|---|---|---|
| I. | wenig | mäßig | mäßig |
| II. | wenig | viel | wenig |
| III. | keine Stärke | wenig? | Spuren |

IV.

Die Blätter, welche im Laufe von **10** Tagen mäßig Stärke gespeichert haben (bei 18 ° C.), kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung bei folgender Temperatur:

| Tage | 25 ° C. | 18 ° C. | 37 ° C. |
|---|---|---|---|
| I. | viel | mäßig | mäßig |
| II. | sehr viel | viel | mäßig |

Aus den angeführten Versuchen ist zu ersehen, daß die Temperatur einen großen Einfluß auf die Stärkebildung in den Pflanzen aus Zucker ausübt, nämlich: I. Bei niedriger Temperatur häuft sich keine Stärke an: vielmehr vermindert sich die Stärke, welche schon in der Pflanze vorhanden war: II. Eine hohe Temperatur verhindert ebenso die Anhäufung von Stärke und fördert ihre Lösung, aber nicht in so starkem Grade, wie die niedrige Temperatur. Eine Temperatur von **25 ° C.**, wie wir es aus den vier Versuchen sehen, ist das Optimum für Stärkebildung aus Zucker. —

Gehen wir jetzt zu dem Einflusse verschiedener Stoffe auf die Stärkebildung aus Zucker über. —

## Versuche mit schwefelsaurem Chinin.

I.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche mit 0,01 % Chinin.

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine Stärke | keine | Spuren |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0,01 % | keine Stärke | Spuren | wenig |

| Tage | IV. | V. |
|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | viel |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0.01 % | wenig | mäßig |

II.

Die Blätter werden in vier Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die zweite auf eine solche mit Chinin (0,01 %), die dritte auf 20 % ige Saccharose-Lösung; die letzte auf eine solche mit Chinin (0.01 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | keine | Spuren |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0,01 % | | Spuren | wenig |
| Sacch. 20 % | | keine | Spuren |
| Sacch. 20 % u. Ch. 0,01 % | | Spuren | wenig |
| **Tage** | **IV.** | **V.** | **VI.** |
| Sacch. 10 % | wenig | mäßig | viel |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0.01 % | | wenig | wenig |
| Sacch. 20 % | | mäßig | |
| Sacch. 20 % u. Ch. 0,01 % | | wenig | |

III.

Die Blätter, welche im Laufe von 3 Tagen wenig Stärke gespeichert haben, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und Chinin (0,01 %).

| Tage | I. | II. |
|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | mäßig |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0.01 % | wenig | wenig |

IV.

Die Blätter, welche im Laufe von 4 Tagen bedeutend Stärke gespeichert haben, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und Chinin (0,01 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | viel | viel | sehr viel | sehr viel |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0,01 % | viel | mäßig | mäßig | mäßig |

V.

Die Blätter, welche im Laufe von 5 Tagen bedeutend Stärke gespeichert haben, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und Chinin (0,01 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | sehr viel | sehr viel | sehr viel | sehr viel |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0,01 % | viel | mäßig | mäßig | wenig |

VI.

Die Blätter, welche im Laufe von 6 Tagen bedeutend Stärke gespeichert haben, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und Chinin (0,02 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | sehr viel | sehr viel | sehr viel |
| Sacch. 10 % u. Ch. 0,02 % | viel | mäßig | wenig |

## Versuche mit Coffeïn.

### VII.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 3 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche mit Coffeïn (0,1 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Sacch. 3 % | keine | keine | keine | Spuren |
| Sacch. 3 % u. Cof. 0,1 % | | | Spuren | wenig |

### VIII.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche und Coffeïn (0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | keine | Spuren |
| Sacch. 10 % u. Cof. 0,5 % | | Spuren | wenig |

### IX.

Die Blätter, welche im Laufe von 3 Tagen noch keine Stärke gespeichert haben, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und eine solche mit Coffeïn (0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | Spuren | wenig | wenig |
| Sacch. 10 % u. Cof. 0,5 % | wenig | wenig | viel |

### X.

Die Blätter, welche 5 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung und Coffeïn (0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | Spuren | wenig |
| Sacch. 10 % u. Cof. 0,5 % | Spuren | wenig | viel |

## Versuche mit Antipyrin.

### XI.

Die Blätter, welche 5 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Antipyrin (0,05 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | wenig | mäßig |
| Sacch. 10 % u. Ant. 0,05 % | mäßig | mäßig | viel |

### XII.

Die Blätter, welche 6 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Antipyrin (1 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | mäßig | viel |
| Sacch. 10 % u. Ant. 1 % | mäßig | viel | viel |

## Versuch mit salzsaurem Morphium.

### XIII.

Die Blätter, welche 3 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Morphium (0,05 % und 0,1 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | Spuren | wenig | mäßig |
| Sacch. 10 % u. M. 0,05 % | wenig | mäßig | viel |
| Sacch. 10 % u. M. 0.1 % | wenig | mäßig | viel |

## Versuche mit Natriumchlorid.

### XIV.

Die Blätter, welche 6 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Natriumchlorid (1 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | viel | viel | viel |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 1 % | viel | wenig | wenig |

## XV.

Die Blätter, welche 2 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Natriumchlorid (0,2 % und 0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | mäßig | viel |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,2 % | Spuren | wenig | wenig |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,5 % | Spuren | wenig | wenig |

| Tage | IV. | V. | |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | viel | viel | |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,2 % | wenig | wenig | |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,5 % | wenig | wenig | |

## XVI.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche und Natriumchlorid (0,07 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | Spuren | Spuren |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,07 % | keine | Spuren | wenig |

| Tage | IV. | V. | |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | mäßig | |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,07 % | wenig | mäßig | |

## XVII.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche und Natriumchlorid (0,07 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | keine | keine |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,07 % | | Spuren | Spuren |

| Tage | IV. | V. | |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | mäßig | viel | |
| Sacch. 10 % u. Nacl. 0,07 % | mäßig | viel | |

### Versuch mit Zinksulfat.

### XVIII.

Die Blätter sind in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche und Zinksulfat (0.01 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | keine | keine |
| Sacch. 10 % u. Zs. 0.01 % | keine | keine | Spuren |

| Tage | IV. | V. | |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | mäßig | viel | |
| Sacch. 10 % u. Zs. 0,01 % | mäßig | viel | |

### Versuche mit Eisenchlorid.

### XIX.

Die Blätter, welche 5 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Eisenchlorid (0,06 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | viel | viel | viel |
| Sacch. 10 % u. Ech. 0,06 % | viel | viel | sehr viel |

### XX.

Die Blätter, welche 2 Tage auf einer 10 % igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche mit Eisenchlorid (0,02 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | wenig | wenig | viel |
| Sacch. 10 % u. Ech. 0,02 % | mäßig | mäßig | viel |

### XXI.

Die Blätter werden in zwei Portionen geteilt: die eine kommt auf eine 10 % ige Saccharose-Lösung, die andere auf eine solche und Eisenchlorid (0,05 %) und (0.01 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | keine | keine | wenig |
| Sacch. 10 % u. Ech. 0,01 % | keine | keine | Spuren | wenig |
| Sacch. 10 % u. Ech. 0,05 % | keine | keine | wenig | mäßig |

## Versuche mit Asparagin.

### XXII.

Die Blätter, welche einen Tag auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Asparagin (1 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | keine | Spuren | Spuren | wenig |
| Sacch. 10% u. Asp. 1 % | keine | wenig | wenig | wenig |

### XXIII.

Die Blätter, welche 7 Tage auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche und Asparagin (0,5 %).

| Tage | I. | II. |
|---|---|---|
| Sacch. 10 % | Spuren | wenig |
| Sacch. 10% u. Asp. 0,5 % | mäßig | mäßig |

### XXIV.

Die Blätter, welche 3 Tage auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche und Asparagin (0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | mäßig | viel | sehr viel |
| Sacch. 10% u. Asp. 0,5 % | mäßig | mäßig | mäßig |

## Versuche mit Harnstoff.

### XXV.

Die Blätter, welche 7 Tage auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf eine solche Saccharose-Lösung und Harnstoff (0,5 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Sacch. 10 % | Spuren | wenig | mäßig |
| Sacch. 10% u. Harnstoff 0,5 % | mäßig | mäßig | mäßig |

## Versuche mit Äther.

In diesen Versuchen stellten wir die Schalen, welche 50 ccm einer 10 %igen Saccharose-Lösung enthielten, mit den Blättern unter Glasglocken von drei und vier Liter Inhalt. Unter die Glasglocken führte man kleine Schalen mit 1/2—1 ccm Äther

ein. Die Glasglocken wurden luftdicht geschliffenen Glasplatten aufgesetzt und mit schwarzem Kaliko bedeckt. Jedesmal wurde ein Kontroll-Versuch (ohne Äther) angesetzt.

XXVI.

Die Blätter, welche im Laufe von 9 Tagen auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung mäßig Stärke angehäuft haben, werden darauf zum Versuch verwandt.

| Tage | Glasglocke 3 Liter. 50 ccm 10%. Sacch. und 1 ccm Äther | 50 ccm 10 %. Sacch.-Lös. | Glasglocke 4 Liter 50 ccm 10 %. Sacch. und 1 ccm Äther |
|---|---|---|---|
| I. | wenig | mäßig | wenig |
| II. | wenig | viel | wenig |
| III. | keine | viel | Spuren |

XXVII.

Verwandt wurden Blätter, welche im Laufe von 10 Tagen auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung mäßig Stärke angehäuft haben.

| Tage | Glasglocke 3 Liter 50 ccm 10 %. Sacch. und 1 ccm Äther | 50 ccm 10 %. Sacch.-Lös. | Glasglocke 4 Lit. 50 ccm 10 %. Sacch. und 1 ccm Äther |
|---|---|---|---|
| I. | mäßig | mäßig | mäßig |
| II. | wenig | viel | mäßig |
| III. | Spuren | viel | wenig |

Die verschiedene, zuweilen einander direkt entgegengesetzte Wirkung der oben in Betracht gezogenen chemischen Agentien auf die Stärkebildung aus Zucker veranlaßt uns, zwei Stadien dieses Prozesses zu unterscheiden, das Auftreten von Stärke und deren weitere Anhäufung.

So wird unter dem Einflusse einer 0,01 %igen Lösung von schwefelsaurem Chinin das Auftreten von Stärke in den Blättern von *Vicia Faba* beschleunigt, während die weitere Anhäufung verlangsamt wird und augenscheinlich nur bis zu einer gewissen Grenze geht, nach deren Überschreitung die Stärkemenge allmählich abnimmt trotz der fortdauernden Zunahme derselben in den Kontrollobjekten. Tatsächlich zeigt sich in stärkereichen Blättern, die auf eine chininhaltige Zuckerlösung gebracht werden, alsbald eine Abnahme der Stärke. (Vers. IV, V.)

Diese Erscheinung ist jedoch nicht durch einen schädlichen Einfluß des Chinins auf die Pflanze zu erklären, da die Stärkeabnahme mit dem zweiten Tage beginnt (Vers. IV, V, VI), während die Blätter, die noch keine Stärke enthielten, im Laufe dieser Zeit unter dem Einfluß des Chinins fortgesetzt Stärke bilden, und zwar energischer als die Kontrollobjekte. (Vers. I und II.)

Ähnliche Beziehungen zum betrachteten Prozesse zeigt Natriumchlorid. Eine 0,07 %ige Lösung derselben beschleunigt ebenso das Auftreten von Stärke im Blatte von *Vicia Faba*, ohne aber einen Einfluß auf die weitere Anhäufung auszuüben. (Vers. XVII.)

Eine 0,2—1 %ige Natriumchlorid-Lösung dagegen verzögert das Auftreten der Stärke, nicht weniger auch die weitere Anhäufung (Vers. XV), die, wie zu ersehen, nur bis zu einer bestimmten Grenze geht, da Blätter, die viel Stärke enthalten, (Vers. XIV.), bei Zugabe von Natriumchlorid zur Zuckerlösung eine Abnahme derselben bis zu einem gewissen Grade aufweisen, worauf die Stärkemenge im Laufe der folgenden zwei Tage konstant bleibt. (Vers. XIV.)

Asparagin und Harnstoff beschleunigen anfangs die Bildung der Stärke, verlangsamen aber darauf die weitere Anhäufung derselben, da unter ihrem Einflusse eine Lösung der Stärke eintritt, wie dies aus den hier folgenden Versuchen zu ersehen ist, in denen Blätter, die vorher reichlich Stärke gespeichert, auf Wasser mit und ohne Zugabe von Asparagin und Harnstoff gelegt wurden.

## Versuche mit Asparagin.

### XXVIII.

Die Blätter, welche **15** Tage auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf Wasser und Asparagin (1 %).

| Tage | I. | II. | III. | IV. |
|---|---|---|---|---|
| Wasser | sehr viel | mäßig | mäßig | wenig |
| Wasser u. Asp. 1 % | wenig | Spuren | Spuren | Spuren |

### XXIX.

Die Blätter, welche **17** Tage auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung lagen, kommen auf Wasser und Asparagin (1/2 %).

| Tage | I. | II. | III. |
|---|---|---|---|
| Wasser | viel | mäßig | mäßig |
| Wasser u. Asp. 1/2 % | Spuren | Spuren | keine |

Versuch mit Harnstoff.

XXX.

Die Blätter, welche sehr viel Stärke auf einer 10 %igen Saccharose-Lösung gespeichert haben, kommen auf Wasser und Harnstoff (1 %) und (1/2 %).

| Tage | I. | II. |
|---|---|---|
| Wasser | sehr viel | sehr viel |
| Wasser u. Harnst. 1 % | wenig | wenig |
| Wasser u. Harnst. 1/2 % | Spuren | Spuren |

Eisenchlorid und Zinksulfat begünstigen das Auftreten der Stärke und auch für einige Zeit die weitere Anhäufung, während Antipyrin, salzsaures Morphium und Coffeïn ähnlich wirken, aber während der ganzen Versuchszeit.

Es ist jedoch nicht geraten, diesen Stoffen spezifische Wirkungen zuzuschreiben, da das eine oder andere Resultat vielleicht nur auf die angewandte Konzentration der Lösung zurückzuführen sein wird.

Äther verhindert nicht nur die Ansammlung von Stärke, sondern befördert die Auflösung derselben sogar bis zum gänzlichen Schwinden im Einklang mit den Versuchen Puriewitsch[4]).

Die Frage, wie Äther auf das Stadium des ersten Auftretens der Stärke wirkt, bleibt unbeantwortet; nach Analogie mit den oben behandelten Stoffen ist wohl auch hier eine anfängliche Beschleunigung zu erwarten, da Äther die Aufnahme des Zuckers erhöht, wie dies aus den Versuchen W. Zaleskis[6]) zu ersehen.

Überhaupt scheint die Schnelligkeit der Stärkebildung hauptsächlich von der Geschwindigkeit der Zuckeraufnahme abzuhängen, die unter dem Einflusse der einzelnen Stoffe oder richtiger, der verschiedenen Konzentration derselben, verschieden ist. So kann eine und dieselbe Substanz, z. B. Natriumchlorid, je nach der Konzentration die Zuckeraufnahme beschleunigen oder verlangsamen.

Das zweite Stadium des Prozesses der Stärkebildung wird durch einen neuen Faktor — die Auflösung der Stärke — zu einem verwickelterem. Letztere beginnt mit dem Momente des Auftretens der Stärke und ist bedingt wahrscheinlich hauptsächlich durch die Tätigkeit der Diastase, die schon in dem Blatte vorhanden sein kann, oder alsbald nach der Bildung der ersten Stärke gegen Ende des ersten Stadiums der Stärkebildung auftritt.

Die Lösung der Stärke tritt besonders deutlich in den Ätherversuchen hervor, desgleichen bei der Einwirkung niedriger und hoher Temperatur, in welchen Fällen die auf der Zuckerlösung liegenden Blätter die zuvor angehäufte Stärke vollkommen verlieren können. (Vers. III und XXVI.)

Der Einfluß der in Betracht gezogenen Faktoren auf die Stärkebildung aus Zucker ist ein sehr verwickelter, weshalb wir uns nicht entschließen können, das Endresultat des einen oder

anderen Versuches nur dem Zusammenwirken zweier Vorgänge, der Zuckeraufnahme und der Diastasewirkung, zuzuschreiben. Unter dem Einflusse des einen oder des anderen Faktors können sich die osmotischen Bedingungen in den Zellen ändern und die Grenzkonzentration der Zuckeranhäufung, nach deren Überschreitung die Ablagerung in Form von Stärke beginnt, verschieben. — Außerdem können diese Faktoren die Energie derjenigen Prozesse ändern, die mit Verbrauch von Zucker verbunden sind, z. B. die Athmung. Ceteris paribus würde eine Änderung der Athmungsenergie die Anhäufung der Stärke in den Blättern sowohl vermindern als erhöhen können.

Schließlich kann die Verhinderung der Stärkebildung von der Inaktivierung der Chromatophore abhängen. Nach der Ansicht Huseks[6]) verhindert Kälte die Kondensation des Zuckers zu Stärke. Dadurch läßt sich vielleicht die völlige Lösung der Stärke in Versuchen mit niedriger Temperatur und mit Äther erklären: die Diastase löst die Stärke, die Neubildung derselben ist jedoch unmöglich gemacht. Unsere Versuche weisen darauf hin, daß es unbegründet ist, im Prozesse der Stärkebildung aus Zucker nur ausschließlich einem physiologischen Vorgange alle Bedeutung zuzuschreiben, wie dies Hansteen[8]) getan, der die Energie der Stärkebildung als Maßstab für die Eiweißsynthese benutzt hat.

Hansteen stellte fest, daß Asparagin und andere Stickstoffverbindungen (Harnstoff, Glycocoll, et cetera) der Stärkebildung aus Zucker bei *Lemna minor* nicht nur hinderlich sind, sondern zuweilen dieselben sogar völlig unterdrücken. Der Autor erklärt diese Tatsache durch die Umwandlung des Zuckers und der Stickstoffverbindungen zu Eiweiß, dessen Bildung es nicht zu Anhäufung der Stärke kommen läßt.

Wir unterlassen ein näheres Eingehen auf die Versuche Hansteens, die, ungeachtet ihrer geradezu mathematischen Exaktheit, einer Nachprüfung bedürfen, sondern bemerken hierzu nur, daß die erwähnten Versuche die Eiweißsynthese bei *Lemna* nicht beweisen, da sie auch andere Deutungen zulassen, wie dies inbezug auf unsere Versuche oben gezeigt worden.

## Literatur.

[1]) Boehm, Über Stärkebildung. (Bot. Zeit. 1883.)

[2]) Meyer, A., Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glyzerin. (Bot. Zeit. 1886.)

[3]) Nadson, Die Stärkebildung aus organischen Stoffen in chlorophyllhaltigen Pflanzen. 1889. [Russische Arbeit.]

[4]) Puriewitsch, Zur Frage der Stärkebildung und Lösung derselben in den Zellen der Pflanzen. 1898. [Russische Arbeit.]

[5]) Winkler, Untersuchungen über Stärkebildung. (Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik. 1898.)

[6]) Husek, Über Stärkekörner in den Wurzelhauben von *Allium Cepa*. (Sitzungsberichte der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag. 1902.)

[7]) Zaleski, W., Über die Bedingungen der Eiweißbildung in den Pflanzen. 1900. [Russische Arbeit.]

[8]) Hansteen, Über Eiweißsynthese in grünen Phanerogamen. (Jahrbücher für wissenschaftl. Bot. Bd. XXXIII. Heft 3.)

# Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen.

Von

Prof. Dr. **A. Ursprung** (Freiburg, Schweiz).

Im Jahre 1891 glaubte Strasburger[1]) den Nachweis erbracht zu haben, daß die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt sind. Die im folgenden Jahre von Schwendener[2]) ausgeübte Kritik schien Strasburger von der Unzulänglichkeit seiner Versuche nicht zu überzeugen, denn in der 1893 publizierten Abhandlung „über das Saftsteigen"[3]) wurde an der Nichtbeteiligung lebender Zellen festgehalten. In demselben Jahre kam Schwendener[4]) durch Berechnung der Leistungsfähigkeit der bekannten physikalischen Kräfte zum Schlusse, daß die Annahme der Beteiligung der lebenden Zellen am Saftsteigen fast unabweislich ist. Seit dieser Zeit wurde die in Rede stehende Frage weder durch experimentelle Untersuchungen noch durch theoretische Ausführungen weiter gefördert.

Es ist ohne Weiteres klar, daß durch ein gründliches Studium der Leistungen der bekannten physikalischen Kräfte die Frage nicht endgültig gelöst werden kann. Denn wenn es einerseits auch gelingen sollte zu zeigen, daß eine vorhandene physikalische Kraft Wasser in die Baumspitze treiben kann, so ist damit doch noch nicht bewiesen, daß in der Natur diese Kraft das Wasser auch wirklich in die Baumspitzen treibt. Anderseits muss der Nachweis, daß die bekannten physikalischen Kräfte das Wasser nicht in die Baumspitzen treiben können, die Mitwirkung lebender Zellen sehr wahrscheinlich machen, ohne jedoch ein abschließendes Urteil geben zu können. Denn es handelt sich ja im Grunde nicht darum, zu entscheiden, ob die bekannten rein physikalischen Kräfte genügen, sondern darum, ob rein physikalische Kräfte überhaupt ausreichen.

1) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

2) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. (Sitzb. d. Berliner Akad. XLIV. 1892.)

3) Strasburger, Über das Saftsteigen. Jena 1893.

4) Schwendener, Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette. (Sitzber. d. Berliner Akad. XL. 1893.)

Im folgenden soll die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen von neuem einer experimentellen Untersuchung unterzogen werden.[1]) Bevor ich zur Beschreibung und Diskussion der eigenen Versuche übergehe, halte ich es für geboten, die bereits vorliegenden Untersuchungen in Kürze zu besprechen.

An erster Stelle mögen die Experimente Strasburgers Erwähnung finden, die wir in zwei Gruppen einteilen können. Zur ersten Gruppe zählen wir die Versuche, bei denen das Aufsteigen von farbigen Lösungen beobachtet wurde; als Untersuchungsmaterial dienten abgeschnittene Pflanzen. Zur zweiten Gruppe nehmen wir jene Versuche, bei denen der organische Zusammenhang zwischen Wurzel und Stamm nicht gestört wurde.

Nach Strasburger besteht das Ergebnis der Versuche der ersten Gruppe darin, daß Farbstoffe auch in toten Stämmen bis 20 m hoch steigen; hieraus zieht er den Schluß, daß die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt sind. Schwendener hat nun gezeigt, daß durch die Art der Versuchsanstellung Zustände geschaffen wurden, die denen in der Natur nicht entsprechen, und daß daher auch die erhaltenen Resultate nicht ohne weiteres auf Zustände in der Natur übertragen werden dürfen. Hier liegt es mir daran, nachzuweisen, daß selbst dann, wenn die Verteilung von Wasser und Luft dem natürlichen Zustand entsprechen würde, die Versuche nichts beweisen könnten. Strasburger kalkuliert folgendermaßen: deshalb, weil Wasser im toten Baum bis in die Krone steigt, sind die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt. Diese Kalkulation ist aber unrichtig, denn es genügt nicht zu wissen, daß das Wasser steigt, es muß auch untersucht werden, ob es in genügender Menge steigt. Diese quantitative Seite des Problems hat Strasburger in diesen Versuchen aber gänzlich vernachlässigt, und denselben in folgedessen die Beweiskraft genommen. Die Methode mit dem Aufsteigenlassen giftiger Lösungen ist zur Entscheidung unserer Frage schlecht geeignet. Das sicherste und untrüglichste Zeichen dafür, daß Wasser in genügender Menge geleitet wird, bietet uns das Verhalten der Blätter. Bleiben die Blätter turgeszent, dann genügt der Wassertransport, welken sie, dann genügt er nicht. Sobald aber die Spreiten mit einer giftigen Lösung durchtränkt werden, so sterben sie ab und welken, auch wenn das Wasser in genügender Menge zuströmt. So einleuchtend es auch ist, daß die Bedeutung eines Faktors nur dann richtig gewürdigt werden kann, wenn er sowohl qualitativ als quantitativ untersucht wird, man trifft doch immer wieder auf Untersuchungen, die dieser elementaren Forderung nicht gerecht werden. Es ist dies ein Punkt, auf den ich schon früher[2]) nachdrücklich hingewiesen habe.[3])

---

[1]) Diese Untersuchungen waren schon vor Jahren geplant, konnten aber erst in letzter Zeit ausgeführt werden.

[2]) Ursprung, Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Bibliotheca botanica. Heft 60. p. 106.)

[3]) Ähnlich spricht sich auch Jost aus. Vorles. üb. Pfl. phys. 1904. p. 94.

Neben diesen Versuchen hat jedoch Strasburger in seinen Leitungsbahnen mehrere Experimente beschrieben, die zur Lösung unserer Frage einen Beitrag liefern können. Wurzel, Stamm und Blätter wurden während der ganzen Dauer des Versuches in organischem Zusammenhang gelassen, der Stamm eine Strecke weit abgetötet, während Wurzel und Blätter vollständig intakt blieben. Diese Versuche sollen jetzt besprochen werden.[1])

1. *Wistaria*: Ein 15 m langer Ast mit ca. 80 Blättern an der Spitze wurde auf 10.5 m abgebrüht. Die Blätter begannen nach 2 Tagen zu welken.
2. *Wistaria*: Ein 13 m langer Ast mit 12 Blättern an der Spitze wurde auf 10,5 m abgebrüht. Die Blätter begannen nach $2^1/_2$ Tagen zu welken.
3. *Bryonia*: Drei Stengel von 7, 7,5 und 7,6 m Länge wurden mit Ausnahme von 1 m abgebrüht. Die Blätter der Gipfel blieben 4—5 Tage turgeszent.
4. *Bryonia*: 4—4,5 m lange Pflanzen auf 3 m abgebrüht, blieben nicht mehr als 5 Tage frisch; nur auf 1 m abgebrüht, blieben sie über 1 Woche frisch.

Eine Diskussion dieser Experimente konnte ich nirgends finden, was wohl damit zusammenhängt, daß Strasburger dieselben nicht für entscheidend hielt. Tatsächlich sind aber dies die einzigen Versuche, die uns über die Menge des geleiteten Wassers den nötigen Aufschluß geben, während alle übrigen nur die qualitative Seite des Problems berücksichtigen. Das Resultat lautet folgendermaßen: Bei einer Pflanze, deren Wurzel und Blätter vollständig im normalen Zustand belassen werden, tritt in kurzer Zeit Welken ein, wenn der Stengel auf eine längere Strecke abgetötet worden ist. Welken findet deshalb statt, weil das Wasser nicht mehr in genügender Menge zugeleitet wird. Wenn aber nach Abtöten der lebenden Zellen des Stengels die Wasserzufuhr eine ungenügende wird, so folgt, daß bei den Versuchspflanzen die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Strasburgers eigene Versuche führen uns somit zu einem Resultat, das dem Seinigen gerade entgegengesetzt ist.

Schon früher hatte Boehm[2]) ähnliche Experimente mit einer allerdings viel niedereren Pflanze, *Phaseolus multiflorus*, ausgeführt. Der Stengel wurde auf eine 18 cm lange Strecke mit Wasserdampf abgetötet. Die Pflanze „lebte" in einem Versuche noch nach 3 Wochen, während in der Regel viel früher Welken eintrat. Das Welken der Blätter ist nach Boehm „entweder durch Erfüllung der Gefäße mit Gummi, oder (infolge sekundärer Veränderungen) durch Unterbrechung der Wasserfäden im halm-

[1]) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. p. 646.

[2]) Boehm, Ursache des Saftsteigens. (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1889. p. 55.)

förmigen Stengelteile mit Luft bedingt". Eine Diskussion dieser Versuche mag unterbleiben, da sie uns etwas wesentlich Neues nicht lehren, und wir später einläßlich auf eigene Experimente mit dieser Pflanze eingehen werden.

Wenn aus den vorliegenden Untersuchungen auch mit Deutlichkeit folgt, daß bei den Versuchspflanzen die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind, so bleibt es doch noch vollständig unaufgeklärt, welcher Art diese Beteiligung ist.

Um über diese letzte Frage Aufschluß zu erhalten, dürfte es zweckmäßig sein, zuerst die Veränderungen zu diskutieren, welche als Folge der Abtötung der lebenden Zellen durch Wasserdampf denkbar sind.

Der Stengel enthält lebende Zellen, tote Zellen und Interzellularen.

Der plasmatische Inhalt der lebenden Zellen verliert durch das Abtöten die charakteristischen osmotischen Eigenschaften. Es hören daher alle etwaigen Kraftleistungen auf, die hierdurch hervorgerufen werden; dann steigt auch, infolge des erleichterten seitlichen Austritts des Zellsaftes, die Transpiration des Stengels, falls der Wasserverlust durch die verkorkten Membranen eines starken Hautgewebes nicht genügend verhindert wird. Die seitliche Wasserabgabe des Stengels muß für die wasserleitenden Elemente von Nachteil sein, sobald die in ihnen sich findende Verteilung von Wasser und Luft eine für den Wassertransport unvorteilhafte Veränderung erfährt. Ferner ist eine Verstopfung der Leitungsbahnen zu befürchten.

Für die Membranen ist eine nachteilige Beeinflussung durch Veränderung der Imbibitionsfähigkeit, der Benetzbarkeit und des Filtrationswiderstandes denkbar.

Eine eventuelle Veränderung des Interzellulareninhaltes müßte durch einen oder mehrere der genannten Faktoren hervorgerufen werden.

Die Beteiligung der lebenden Zellen des Stengels am Saftsteigen kann somit eine mehrfache sein. Es ist denkbar:

1. daß sie einen Teil der zur Hebung des Wassers nötigen Kraft liefern.
2. daß sie die Aufgabe haben, die Gefäße und Tracheiden im leitungsfähigen Zustand zu erhalten, durch Verhinderung einer unvorteilhaften Veränderung des Inhaltes oder der Membran der leitenden Elemente (zu starker Austritt von Wasser bezw. Eintritt von Luft, Verstopfung, die Leitfähigkeit beeinträchtigende Veränderung der Gefäßwand).
3. daß sie zugleich im Sinne 1 und 2 wirken.

Als Versuchsobjekte wählte ich zuerst leitende Organe von geringer Länge. Später wurde die Länge so weit gesteigert, als dies zur Entscheidung der vorliegenden Frage nötig schien.

## A. Versuche mit Blättern von *Primula sinensis* und einiger anderer Pflanzen.

Zu den Versuchen wurden zwei *Primula*-Stöcke verwendet, von denen jeder mehr als ein Dutzend Blätter besaß.

Ein 12 cm langer Blattstiel wurde auf eine Strecke von $9^1/_2$ cm abgetötet. Zu diesem Zwecke wurde ein 2.5 cm weites und $9^1/_2$ cm langes Glasrohr über den Stiel geschoben, die Rohrenden durch 2 halbierte und mit einer Öffnung für den Stiel versehene Korke sorgfältig verschlossen. In das obere und untere Ende dieses weiten Rohres mündete je ein enges Röhrchen, das eine diente zur Zuleitung, das andere zur Ableitung des Wasserdampfes. Alle dampfführenden Röhren wurden, soweit es nötig war, mit Watte isoliert, um eine Beschädigung benachbarter Blätter zu verhindern. Das Ableitungsrohr war natürlich so lang, daß der austretende Dampf die Pflanze nicht verletzen konnte. Es wurde 3 Minuten lang Wasserdampf durch das Rohr geleitet und dadurch ein $9^1/_2$ cm langes Stielstück abgetötet. Die Spreite und die übrigen nicht eingeschlossenen Stielteile waren nicht beschädigt worden. Daß auch die Wurzel intakt geblieben war, bewies das Verhalten der übrigen Blätter, die sich während der ganzen Versuchsdauer vollständig turgeszent erwiesen. Vier Stunden nach dem Durcheilen des Dampfes war die Spreite welk und das abgetötete Stielstück bandartig dünn geworden. Die Spreitenfläche betrug 18 $cm^2$.

Ein 9 cm langer Blattstiel wurde auf eine Strecke von 6 cm abgetötet, indem man aus einem engen Rohre, das über die abzutötende Strecke hingeführt wurde, einen Strahl von Wasserdampf auf den Stiel einwirken ließ[1]. Nach 4 Stunden war die Spreite welk, nach 1 Tag dürr. Die Spreitenfläche betrug ca. 14 $cm^2$.

Zwei weitere Versuche führten zu demselben Resultat; nach 1—3 Tagen waren die Spreiten dürr.

Diese Versuche zeigen, daß die Blattspreite von *Primula sinensis* in kurzer Zeit welkt und verdorrt, wenn der Stiel auf etwa $^2/_3$ seiner Länge abgetötet wird. Somit können die lebenden Zellen schon bei ganz niedern krautigen Pflanzen zur Wasserleitung nötig sein.

Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, kann man sich diese Wirkung durch verschiedene Ursachen entstanden denken. Um eine bessere Einsicht zu gewinnen, tötete ich einige Stiele nur auf kürzere Strecken ab. Ein Stiel wurde nur auf 1 cm abgetötet, ein anderer auf 3,5 cm; die Spreiten beider Blätter waren nach 14 Tagen noch völlig turgeszent.

[1]) Die Abtötung geschah bei Blattstielen, wo nichts besonderes bemerkt ist, immer auf diese Weise. Die Spreite wurde durch Umgeben mit feuchter Watte oder mit einem feuchten Tuch vor dem Wasserdampf geschützt und der Stiel durch eine Papierschiene in seiner natürlichen Lage gehalten.

Hieraus folgt, daß in unsern obigen Versuchen die Ursache des Abdorrens der Spreite nicht in einer Gefäßverstopfung bestehen kann. Denn eine Gefäßverstopfung, welche die Folge der Abtötung der lebenden Zellen ist, kann bei einer Abtötung auf $3^1/_2$ cm nicht ausbleiben, wenn sie bei einer Abtötung auf 6 cm eintritt. Allerdings müßte das Welken, falls die Verstopfung nicht den ganzen Lumenquerschnitt betrifft, langsamer erfolgen, da die schlecht leitende Schicht kürzer ist; niemals aber könnte die Spreite in dem einen Fall nach 14 Tagen noch völlig frisch sein, während sie im andern Fall schon nach wenigen Stunden welkt. Auch dann, wenn man annimmt, daß die Verstopfungen sich hauptsächlich an den Stellen finden, wo die abgetötete Stielpartie an die lebende angrenzt, ist eine Erklärung unmöglich. Zu demselben Resultate führten die sogleich zu besprechenden Versuche mit paraffinierten Stielen. Die später vorgenommene anatomische Untersuchung von zwei der ganzen Länge nach abgetöten Stielen, bestätigte das eben auf indirektem Wege erhaltene Resultat. Die Stiele der infolge ungenügender Wasserzufuhr verdorrten Spreiten zeigten keine Gefäßverstopfungen: die Gefäße enthielten Jaminsche Ketten mit langen Luftblasen.

*Pelargonium zonale*: Ein 9 cm langer Blattstiel wurde der ganzen Länge nach abgetötet und mit dem Stengel natürlich in organischem Zusammenhang gelassen. Die Spreite von ca. 40 $cm^2$ Flächeninhalt war nach einigen Tagen welk. Von einem 8 cm langen Stiel wurden 5 cm abgetötet: die Spreite, deren Inhalt 42 $cm^2$ betrug, war noch nach 1 Woche turgeszent. Von einem 16 cm langen Stiel wurden $8^1/_2$ cm abgetötet: die Spreite, deren Inhalt 16 $cm^2$ betrug, war noch nach 2 Wochen turgeszent.

Von zwei 8 cm langen Stielen einer *Begonia* wurde der eine auf eine Strecke von 4 cm, der andere der ganzen Länge nach abgetötet; die Spreite des ersten Blattes war noch nach 1 Woche turgeszent, die des zweiten in wenigen Tagen vollständig welk.

Von zwei $3^1/_2$ cm langen Stielen einer *Impatiens* wurde der eine auf eine Strecke von $1^1/_2$ cm, der andere der ganzen Länge nach abgetötet; die Spreite des ersten Blattes war noch lange turgeszent, während die Spreite des zweiten Blattes rasch welkte. Von zwei *Fuchsia*blättern wurden die 6 bezw. 7 mm langen Stiele der ganzen Länge nach abgetötet; nach 1—2 Tagen waren die Spreite vollständig welk.

*Vicia Faba*: Von zwei 25 cm hohen Pflanzen wurde die eine bis 4 cm unter der Spitze abgetötet: die Blätter der lebenden Partie waren in einigen Tagen welk. An dem Stengel der anderen Pflanze wurden 5 Stellen von je 1 cm Länge abgetötet: die toten Stellen waren jeweils um 4 cm von einander entfernt; die Blätter waren nach 14 Tagen noch vollständig turgeszent.

Bei allen bis jetzt untersuchten Pflanzen tritt somit in kurzer Zeit Welken ein, wenn der Blattstiel oder der Stengel auf

eine lange Strecke abgetötet wird; das Welken findet dagegen unverhältnismäßig viel langsamer statt, wenn die abgetötete Strecke kurz ist.

Nachdem gezeigt wurde, daß das Abdorren der Blätter nicht durch Gefäßverstopfung hervorgerufen sein kann, soll jetzt untersucht werden, ob ein zu starker seitlicher Wasserverlust die Ursache ist. Ich tötete Blattstiele von *Primula* von 10—12 cm Länge mit dem Dampfstrahl auf die bekannte Weise ab.

Ein Stiel wurde nicht weiter verändert.

Ein zweiter Stiel wurde seiner ganzen Länge nach mit Watte umgeben.

Ein dritter Stiel wurde, durch Einschließen in ein mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidetes Glasrohr, in feuchter Luft gehalten.

Ein vierter Stiel wurde mit Paraffin bestrichen.

Die Spreite des ersten Blattes war nach 2 Tagen dürr.

Die Spreite des zweiten Blattes war nach 2 Tagen welk, nach 4 Tagen dürr.

Die Spreite des dritten Blattes war noch nach 6 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen welk.

Die Spreite des vierten Blattes war selbst nach 1½ Monat — zwar welk — aber noch nirgends dürr.

Diese Versuche zeigen deutlich, daß bei Blattstielen von *Primula sinensis* das Welken umsoweniger rasch erfolgt, je mehr die seitliche Wasserabgabe verhindert wird. Ähnliche Resultate lieferten 12 weitere Versuche, in denen die getöteten Blattstiele paraffiniert oder mit Asphaltlack bestrichen wurden. Wenn es auch nicht mehr gelang, die Blätter so lange am Leben zu erhalten, wie in dem eben erwähnten Falle, so waren doch selbst in den Versuchen, in denen das Absterben am schnellsten erfolgte, die Spreiten nach 3 Tagen noch ganz turgeszent, während sie bei ungeschütztem Stiel in derselben Zeit vollständig welkten. Die Tatsache, daß in dem einen Falle die Spreite noch nach mehr als einem Monat frisch war, spricht dafür, daß eine ausreichende Leitung möglich ist, ohne die Beteiligung von Transportkräften, die in den lebenden Stielzellen ihren Sitz haben. Dabei ist allerdings die Voraussetzung gemacht, daß die Abtötung des Stieles eine vollständige war; ob dies auch zutrifft ist jedoch zweifelhaft, da das erwähnte Resultat nur ein einziges mal erhalten wurde. Wenn somit die Rolle, welche die lebenden Zellen des *Primula*blattstiels spielen auch noch nicht ganz aufgeklärt ist, so steht doch fest, daß ihnen die Aufgabe zukommt, eine zu starke seitliche Wasserabgabe zu verhindern; ob diese Funktion die einzige ist, die für die Frage des Saftsteigens Bedeutung hat, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Daß das lebende Plasma eine Herabsetzung der Transpiration bedingt, ist allgemein bekannt, doch glaubte man die Wirkung des lebenden Plasmas gegenüber der Wirkung der

Cuticula vernachlässigen zu dürfen. Jedenfalls hat dieser Satz keine allgemeine Gültigkeit. Hängt man 2 möglichst gleiche Blattstiele, deren Enden verklebt sind und von denen der eine mit Wasserdampf getötet wurde, so auf, daß sie ungehindert transpirieren können, so ist der bedeutend stärkere Wasserverlust des getöteten Stieles äußerst augenfällig. In einem Versuche war der getötete Stiel nach einem Tage dürr, während der andere zwar nicht mehr turgeszent, aber doch noch sehr wasserreich war. Es ist wahrscheinlich, daß vor allem die zahlreichen Drüsenhaare für die starke Wasserabgabe des toten *Primula*stieles verantwortlich zu machen sind.

Die Tatsache, daß Blätter, deren Stiele nur auf eine kürzere Strecke abgetötet wurden, lange Zeit turgeszent bleiben, ist wohl verständlich, wenn eine tiefere Einsicht zur Stunde auch noch fehlt. Falls die lebenden Zellen einen Kraftbeitrag zur Leitung des Wassers liefern, so ist das Kräftedefizit eben um so geringer und um so leichter ohne Nachteil zu ertragen, je kürzer die abgetötete Strecke ist; aber auch der seitliche Wasserverlust ist um so kleiner und kommt um so weniger inbetracht, je kürzer die tote Strecke ist. Diese Versuche zeigen ferner deutlich, daß lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind, da sonst die Länge der toten Strecke gleichgültig sein müßte.

### B. Versuche mit *Phaseolus multiflorus*.

Es wurden 3 möglichst gleich beschaffene Exemplare ausgewählt, von denen jedes 60 cm hoch war. Sämtliche Blätter, mit Ausnahme der beiden obersten, wurden abgeschnitten, so daß jede Pflanze an ihrem obern Ende 2 mittelgroße Blätter trug. Nach Verkleben der Wundstellen wurde das eine Exemplar nicht mehr weiter verändert, die beiden andern dagegen vom Boden weg bis auf 40 cm Höhe mit Wasserdampf abgetötet, so daß jeweils eine, die Blätter tragende Stengelstrecke von 20 cm Länge am Leben blieb.[1] Nach erfolgter Abtötung wurde die getötete Strecke bei dem einen Exemplar paraffiniert, bei dem andern nicht. Die Blätter der beiden Pflanzen mit abgetöteten Stengelstrecken, waren nach 2—4 Tagen welk. Das Welken erfolgt bei der Pflanze mit nicht paraffiniertem Stengel etwas rascher; nach 4 Tagen waren ihre Blätter bereits dürr. Daß das Abschneiden der Blätter nicht nachteilig wirkte, bewies das Exemplar mit lebendem Stengel; dasselbe hatte sich nach einem Monat zu einer stattlichen Pflanze entwickelt, die 9 Blätter besaß.

Zwei 40 cm hohe Pflanzen wurden bis auf 10 cm von der Spitze abgetötet; die lebende Strecke trug jeweils 2 mittelgroße

[1] Auch hier wurden die nicht abzutötenden Teile vor jeder Einwirkung des Dampfes durch Umwickeln mit nassen Tüchern sorgfältig geschützt. Da der Stengel oft ziemlich dick war, so ließ ich, um das Abtöten zu beschleunigen, gleichzeitig 2 Dampfstrahlen auf einander gegenüberliegende Seiten des Stengels einwirken.

Blätter; das abgetötete Stengelstück war bei der einen Pflanze paraffiniert. Die Blätter waren bei beiden Exemplaren nach 2 Tagen welk und nach 5 Tagen dürr.

Zwei 55 cm hohe Pflanzen wurden bis auf 15 cm von der Spitze abgetötet und die tote Strecke des einen Exemplares paraffiniert: die 3 am lebenden Teile stehenden Blätter waren in beiden Fällen nach 3 Tagen welk und nach 5 Tagen dürr.

Es wurden noch mehrere ähnliche Versuche mit demselben Erfolge ausgeführt; die abgetötete Stengelstrecke blieb entweder unverändert oder erhielt einen Überzug von Paraffin oder Asphaltlack.

War die abgetötete Stengelstrecke kurz, so blieb die Pflanze bedeutend länger am Leben. Eine 63 cm hohe Pflanze z. B., deren Stengel vom Boden nur bis zu 22 cm Höhe abgetötet wurde, war noch nach 19 Tagen turgeszent. Dieser Versuch zeigt zudem, daß durch die angewendete Abtötungsmethode eine Verletzung der Wurzeln nicht stattgefunden hatte und daß also das Welken nicht die Folge einer Beschädigung des Absorptionssystemes sein kann.

Die Tatsache, daß nach Abtöten einer längeren Stengelstrecke die Blätter nach kurzer Zeit welken, zeigt, daß auch bei *Phaseolus* die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Da durch Umgeben der abgetöteten Strecke mit einer Schicht von Paraffin oder Asphaltlack der Welkungsprozeß nicht verlangsamt wurde, so hat hier die Verhinderung einer zu starken seitlichen Wasserabgabe durch die lebenden Zellen für das Saftsteigen nur eine ganz untergeordnete Bedeutung. Daß den lebenden Zellen diese Funktion auch bei *Phaseolus*stengeln zukommt, bewies der folgende Versuch: Zwei möglichst gleichbeschaffene Stengelstücke wurden im Laboratorium frei aufgehängt, nachdem die Schnittstellen verklebt und der eine Stengel abgetötet worden war; am folgenden Tag war der getötete Stengel vollständig welk und zusammengeschrumpft, der andere noch ziemlich turgeszent.

Daß Gefäßverstopfung nicht die Ursache des Welkens sein kann, ergibt sich einmal aus dem Verhalten von Pflanzen, deren Stengel nur auf eine kürzere Strecke abgetötet wurde und deren Blätter lange turgeszent blieben. Die Schlußfolgerung ist dieselbe wie bei *Primula*. Den direkten Beweis liefert die anatomische Untersuchung der abgetöten Stengel; dieselbe wurde vorgenommen nachdem die Blätter vollständig verdorrt waren. Das Studium zahlreicher Längsschnitte zeigte, daß in vielen Stengeln die Gefäße beinahe gar keine Verstopfungen aufwiesen; in andern Stengeln fanden sich verstopfte Gefäße, aber nur in relativ sehr geringer Zahl. Da auch an den Gefäßmembranen keine Veränderungen nachgewiesen werden konnten, so bleibt von den früher für das Welken angeführten Erklärungsmöglichkeiten nur noch die eine übrig, die in der Mitwirkung lebender Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft besteht.

### C. Versuche mit *Hedera* und *Fagus*.

Da die abzutötenden Organe hier z. T. bedeutend dicker waren als in den vorhergehenden Versuchen, so mußte die Methode etwas abgeändert werden. Um die Abtötung auch hier im Wasserdampf erfolgen zu lassen, ließ ich mir einen einfachen Apparat konstruieren. Derselbe besteht aus einem 80 cm langen, 2 cm weiten Messingrohr, das der Länge nach in 2 Hälften zersägt wurde. Der abzutötende Pflanzenteil wurde in das Rohr hineingelegt und die beiden Rohrhälften durch mehrere starke Klammern fest aufeinander geschraubt. Zwei kleine, an den Rohrenden angebrachte Seitenröhrchen dienten zur Zu- bezw. Ableitung des Dampfes. Nachdem die Rohrenden durch entsprechende Korke sorgfältig verschlossen waren, ließ man während 20 Minuten einen kräftigen Dampfstrom durch das Rohr streichen. Zur Erzeugung des Dampfes diente ein ca. zwei Liter fassender Blechzylinder, welcher, da ich die Versuche im Wald ausführte, mit Hilfe eines Bartel-Brenners erwärmt wurde.

Ein 1,04 m hohes Exemplar von *Hedera*, das an einer Buche emporkletterte, wurde auf eine Strecke von 80 cm abgetötet, nachdem die Haftwurzeln von der Buchenrinde losgelöst worden waren. Nach der Abtötung bestrich ich den Stengel mit Asphaltlack und hielt ihn mittelst Bindfaden in der natürlichen, senkrechten Lage fest. Der obere 22 cm lange, lebende Abschnitt, trug 22 Blätter. Das Abtöten erfolgte am Abend des 24. Mai, am Morgen des 26. Mai, also nach 1 1/2 Tagen, waren die jüngeren, noch zarteren Blätter vollständig welk. Die nachträgliche anatomische Untersuchung zeigte, daß die Ursache dieses Welkens nicht auf einer Gefäßverstopfung beruhen konnte.

Ein anderes 4,5 m hohes Exemplar von *Hedera* wurde auf 2,5 m abgetötet und mit Asphaltlack bestrichen. Die tote Strecke begann 1 m unterhalb der Spitze. Der obere lebende Teil trug 70 Blätter. Auch hier waren die jüngeren Blätter nach 1 1/2 Tagen vollständig welk.

Daß das Abtrennen der an der abzutötenden Strecke befindlichen Blätter und das Entfernen der Pflanze von der Stütze nicht die Ursache des Welkens sein konnte, liegt auf der Hand, besonders da der Stengel und daher alle Wundstellen mit Asphaltlack[1]) zugedeckt wurden. Den direkten Beweis lieferte eine *Hedera*pflanze, die ich vollständig von der Stütze entfernen ließ und deren Blätter bis auf die 4 obersten abgetrennt wurden. Blätter und Sproßspitze blieben völlig frisch und entwickelten sich ungestört weiter.

Auch eine junge Buche von 2 m Höhe wurde zu den Versuchen verwendet. Die Verzweigung des Stämmchens begann in 1 m Höhe; nur dicht über dem Boden fanden sich 3 Ästchen mit 60 Blättern. Die dazwischenliegende ca. 80 cm lange Strecke

[1]) Daß auch das Bestreichen mit Asphaltlack nicht nachteilig wirkte, wurde ebenfalls experimentell nachgewiesen.

wurde abgetötet und mit Asphaltlack bestrichen. Oberhalb der abgetöteten Strecke fanden sich ca. 120 Blätter; sie begannen nach 2 Tagen zu welken und waren nach 1 Woche zum größten Teile dürr, während die unterhalb der toten Strecke inserierten Blätter völlig turgeszent blieben. Gefäßverstopfungen konnten, wie die anatomische Untersuchung zeigte, nicht die Ursache des Welkens sein.

Da bei dem Versuche mit *Phaseolus* einige wenige Blätter abgetrennt wurden, bei den Experimenten mit *Hedera* sogar ziemlich viele, so läßt sich einwenden, die Bedingungen seien — von der Abtötung ganz abgesehen — andere gewesen als in der Natur, die erhaltenen Resultate hätte daher auch nur für die Versuchsbedingungen, nicht aber für natürliche Verhältnisse Geltung. Dieser Einwurf gilt nicht für die Experimente mit *Fagus* und *Primula*. Was die übrigen Versuche betrifft, so könnte das Abtrennen der Blätter deshalb von Wichtigkeit sein, weil hierdurch ebensoviele tiefer gelegene Saugpumpen entfernt wurden. Es ist die Möglichkeit denkbar, daß die Blätter in solchen Entfernungen angebracht sind, daß die Saugung eines beliebigen Blattes eben ausreicht, um das vom untern Blatt hergeschaffte Wasser um eine weitere Etappe zu heben. Diese Annahme ist aber schon deshalb sehr unwahrscheinlich, weil die Blätter nicht nur Saugpumpen, sondern zugleich auch sehr starke Wasserkonsumenten darstellen. Ein Beweis für die Unrichtigkeit der Ansicht von der Bedeutung der unteren Stengelblätter für das Saftsteigen ist dadurch zu erbringen, daß man sämtliche Blätter vollständig intakt läßt und nur die zwischenliegenden Stengelstücke abtötet. Diese Experimente sind ziemlich umständlich; die wenigen Versuche, die mir zur Zeit vorliegen, sprechen jedoch gegen eine solche Annahme. Ohne Schwierigkeit ist dagegen ein anderer Beweis zu führen. Wären die Saugkräfte der an der abgetöteten Stengelpartie befindlichen Blätter für den Wassertransport nach oben wesentlich, dann müßte derselbe, nach Abtrennen der genannten Blätter, nicht mehr mit genügender Stärke erfolgen können; dies trifft aber, wie der Versuch zeigte, nicht zu.

Da auch bei *Hedera* und *Fagus* keine Veränderungen in den Gefäßwänden konstatiert werden konnten, so gelangen wir wie bei *Phaseolus* zum Schlusse, daß die lebenden Stengelzellen bei der Erzeugung der Hebungskraft mitbeteiligt sind.

Das wichtigste Resultat der vorliegenden Untersuchungen besteht in dem experimentellen Nachweis, daß bei den verwendeten Versuchspflanzen lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Die Funktion der lebenden Zellen kann eine verschiedene sein, sie haben entweder die Aufgabe die leitenden Elemente im leitungsfähigen Zustand zu erhalten oder aber einen Teil der Hebungskraft zu liefern. Die Hauptfunktion ist

für höhere Pflanzen die letztere, während vielleicht bei niedern Kräutern die Erhaltung des leitungsfähigen Zustandes der Leitungsbahnen zur Hauptfunktion werden kann. Die Versuche beziehen sich erst auf wenige Pflanzen. Obschon dieselben absichtlich unter den niedern und mittleren Kräutern, sowie unter den Holzgewächsen ausgesucht wurden, und obschon kein Grund vorliegt a priori für andere Pflanzen ein wesentlich anderes Verhalten vorauszusetzen, da die Versuchspflanzen auch in anatomischer Hinsicht keine Besonderheiten aufweisen, so möchte ich die gefundenen Resultate doch nicht generalisieren, bevor durch weitere Experimente eine breitere Basis geschaffen ist. Den Schlußfolgerungen Strasburgers kommt deshalb keine Beweiskraft zu, weil in seinen Versuchen die Menge des geleiteten Wassers völlig unberücksichtigt blieb. Ob aber eine Kraft ausreicht, um den Transpirationsverlust zu decken, kann selbstverständlich durch reine qualitative Versuche niemals ermittelt werden.

Freiburg (Schweiz). Mai 1904.

/

# Regeneration and its relation to traumatropism.

By

George P. Burns.

(With 4 images in the text.)

It is a well known fact that plants are able to regenerate tissue at the root-tip, when such tissue has been destroyed, although the injury be so great that the entire tip be removed.[1]) It is equally well known that when root-tips are wounded in any manner such as burning with a hot glass rod, cutting etc., within the sensitive zone, that they respond to the stimulus, developing a traumatropic curve.[2]) The intensity of this curve varies within large limits. In some cases the roots describes two circles while in others the angle of divergence from the perpendicular is very small. Those roots which develop the extreme curves were injured very severely and die almost without exception, the plant depending upon the development of lateral roots.

The preceeding observations show that both regeneration and traumatropic curvature follow the same stimulus. On this point Spalding says,[3]) „the phenomena go hand in hand, and it seems impossible not to regard them as two different forms of Nachwirkung resulting from the same cause“.

The relation of regeneration to traumatropic curvature as seen in the root-tip has not been, as far as I know, a subject of special consideration. Spalding refers only to the biological significance of the traumatropic curve when considered in connection with regeneration. He says, „In case of injury to the growing point of the root it is essential to the welfare of the plant that repair should take place as promptly and economically as possible. This is accomplished with remarkable rapidity by the process of regeneration. Meanwhile it is also important that while the work of repair is going on the root should avoid further contact with the source of injury . . . . . This is brought about by traumatropic curvature . . . . .“

In this same paper one division is devoted to a study of „Suspension of growth and its Relation to Traumatropic Curvature“. Roots of Lupinus albus, Vicia Faba, and Zea Mais were wounded and placed in plaster-casts. The casts were then placed in moist saw-dust in such a position that the roots were perpen-

dicular. They were allowed to remain in this position in the casts for periods ranging from twenty two hours to more than eight days. At the end of this time they were released and grown in water or a damp atmosphere. In sixty to eighty minutes the roots showed the traumatropic curve. The reaction was the same as it would have been eight days before „had it not been hindered by mechanical means". Apparently the latent period was prolonged in the one case over eight days.

Two points of view were possible.[4]) Either the influence of the stimulus was conducted to the elongating part of the root and there held eight days or else, there was a continual stimulus. To determine this point the author cut off the wounded area after the root had been in the casts twenty-four hours and returned to their casts. They were finally removed from the casts and grown in water in a vertical position. Of eleven roots of Lupinus albus six showed a negative curve but this was not always at right angles to the first wound. Some were oblique. This method however is open to criticism in that a second stimulus is introduced the result of which it is impossible to separate from the result of the first. However this was only a side question to the theme in hand and the author dismisses it with these words,[5]) „that the latent period may by such artificial means be extended to more than a week is a face of sufficient physiological importance to warrant the more extended investigation which it is hoped may hereafter be given it".

It is with this question that the present paper deals.

## Materials and methods.

The experiments recorded here were conducted in the winter and spring of 1902 when I was making a general study of the latent period on roots under the direction of Prof. F. C. Newcombe.

The experiments were conducted for the most part on the roots of Vicia Faba and Pisum sativum.

The wounding was done with a glass rod or by cutting. The first method was the one generally used. The glass rod was drawn to a fine tip which was heated to redness and then brought in contact with the growing root-tip one to one and one-half mm from the tip. A few minutes after burning a small brown spot could be seen which indicated the amount of tissue destroyed.

After wounding the plants were placed first, under conditions stopping both growth and curvature; second, others under conditions stopping curvature only; and still others under conditions allowing both.

In every case control plants were used and an effort was made to work only with strong growing plants. The results cited were obtained from work on a large number of roots but only a few will be noted in this paper.

## Experiments.

A. Seedlings were allowed to remain in sawdust until the root was 2 or 3 cm long. They were then wounded by branding with a hot glass rod as described, and placed in a damp chamber in a vertical position. The temperature was about 22° C.

Seven peas were branded 1 mm from the tip.

No. 1. Described a circle and died.
„ 2. Curved at an angle of 100 degrees.
„ 3. „ „ „ „ „ 90 „
„ 4. „ „ „ „ „ 90 „
„ 5. „ „ „ „ „ 90 „
„ 6. „ „ „ „ „ 80 „
„ 7. „ „ „ „ „ 60 „
„ 8. Control. Grew straight.

The roots continued to grow at about the angles indicated for some time. Gradually they turned in response to gravity some of them at right angles while others never reached the vertical position. The length of time during which the root did not respond to gravity varied with different roots according to the severity of the wound. One root was especially noteworthy in that it grew at an angle of 80 degrees for six days. At the end of that time it turned down almost at right angles. The root grew well during all of this time. (Fig. 1).

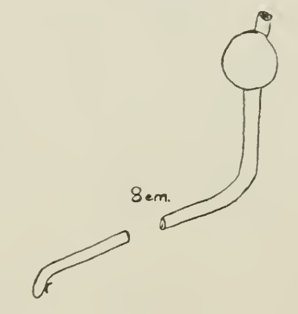



Fig. 1.

One important observation was made on this set of seedlings which led to the solution of the problem. It was noticed that about the time that the root-tips turn down the wounded tissue either had disappeared or remained as a little brown disc on the root. This was easiliy removed with a needle. As this subject receives careful consideration in a following paragraph further mention at this place will be omitted.

B. Seedlings whose roots were 2 or 3 cm long were wounded and placed in plaster-cats. This was best done by placing the root to be imbedded on a small glass plate 1 by 3 cm, adding a very little plaster and finally a second glass plate the same size as the first. After the preparations had hardened a little they were tied firmly together. They were then placed in a vertical position in damp sawdust and allowed to remain from two to eight days. At the end of this time they were removed from the casts, which is very easily done without injury to the tips and placed in a damp chamber or on the klinostat. The results were the same as those recorded by Spalding. The roots developed a traumatropic curve. (Fig. 2.) Apparently the latent period has been prolonged by this mechanical means.

Fig. 2.

C. In this set of experiments the roots after wounding were allowed to grow but the traumatropic curve was prevented. For this purpose glass tubes of small bore were used. After being wounded 1 mm from the tip with the hot glass rod, the roots were inserted into the glass tubes and the preparations were kept in a dampchamber or in water. The tubes varied in length from 3 to 8 cm. The roots then must grow from 1 to 6 cm before they can produce the traumatropic curve.

1. Eight roots were wounded and placed in tubes 8 cm long. May 20th. 1902.

No. 1. Came out and gave curve of 45 degrees.
„ 2. „ „ „ „ „ „ 60 „
„ 5. „ „ „ grew straight.

The other five died in the tubes.

2. Roots wounded as in the previous experiment, May 16th. at 10 A. M.

| | Distance root must grow in tube. | Amount of growth May 17th. at 8 P. M. | Angle of curvature May 19th. |
|---|---|---|---|
| No. 1. | 6 cm | 4 cm | 60 degrees. |
| „ 2. | 4 „ | 3 „ | 20 „ |
| „ 3. | 5 „ | 4.5 „ | 45 „ |
| „ 4. | 5 „ | 4.2 „ | 10 „ |
| „ 5. | 5 „ | 4.5 „ | 90 „ |
| „ 6. | 3 „ | out | 60 „ |
| „ 7. | 4 „ | „ | 60 „ |

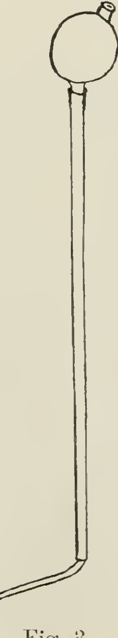


Fig. 3.

These roots were allowed to grow either in water or in a damp chamber and in a short time all turned down in answer to gravity.

A number or experiments were set up to determine the length of time a root can hold the influence of the geotropic stimulus. This was done for the sake of comparison. Uninjured plants whose roots were from 2 to 3 cm in length were placed in plastercasts and then left in damp sawdust in a horizontal position from 30 minutes to 15 hours. At the end of this time some were reversed so that gravity worked in the opposite direction from what it did at first, others were placed in a vertical position, and still others were taken from the horizontal position and placed on the klinostat. They were left under these conditions from one to seven hours when they were removed from the casts and all placed on the klinostat in a damp chamber. The results are shown in the following table.

All of these roots curved immediately on leaving the tubes except number 6 which grew straight 2 mm and then developed a traumatropic curve. I am not able to account for this fact.

| No. of seeds. | Time in horizontal position in casts. | Time in vertical position in casts. | Time in reversed horizontal position. | Time on klinostat in casts. | Results when removed from casts and revolved on klinostat. |
|---|---|---|---|---|---|
| 20 | 10 hrs. | | 1 hr. | | Responded to first stimulus. |
| 15 | 15 hrs. | | 1 hr. | | ditto. |
| 20 | 15 hrs. | | 2 hrs. | | Responded to the second stimulus. |
| 37 | 5 hrs. | 7 hrs. | | | Grew straight. |
| 10 | 1 hrs. | | | 6 hrs. | ditto. |
| 10 | 10 min. | | | 1 hr. | 9 grew straight 1 developed the curve. |

A study of this table shows that roots are able to hold the influence of a geotropic stimulus for a very short time only. It would be interesting to determine the exact length of time but from the standpoint of this paper it is not essential.

## Anatomical studies.

In the foregoing experiments it has been noted that the roots turned down in answer to gravity after a certain length of time. Roots were killed and sectioned longitudinally to study their structure at the time when this change took place. Those roots were selected on which the brown mass of dead tissue still remained. This usually dropped off during the process of imbedding but by using a large part of the root it was not hard to get sections through that part of the root which had been wounded. A study of these sections showed no trace of the wound. The process of regeneration was completed.

A series of sections was now made from roots which had been wounded and which still showed a marked traumatropic curve. Figure 4 shows part of the longitudinal section of a root which was killed 48 hours after wounding. At the time it was killed it was growing at an angle of 90 degrees. The figure shows that the wound has not been regenerated but that process is still going on.

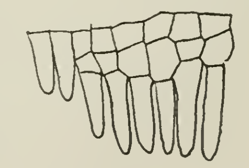


Fig. 4.

## Discussion and conclusions.

A review of the facts obtained by the experimental work cited in the preceding pages show that the two phenomena, regeneration and traumatropism, are very closely connected in the case of the root-tips examined.

The first set of experiments, taken in connection with the anatomical work, show clearly that as long as wounded tissue is found, the root will form a traumatropic curve. Or in other words, when the process of regeneration is complete the stimulus causing the curve is removed. This seems to show then, that there is a constant irritant and that the latent period is not

prolonged as was apparently shown by the second set of experiments.

The other question finds its solution, as I believe, in the third set of experiments. Is the influence of the stimulus conducted to the elongating zone and there held until the root is free to respond to it? This experiment with the glass tubes is free from the objections cited before against the method of cutting away the wounded tissue. Roots wounded and grown in tubes grew as high as 6 cm and responded to the stimulus over two days after they were wounded. If now the influence of the stimulus was conducted to the elongating area immediately and there held it must have returned down the root as it elongated. This seems highly improbable although we have some evidence that the traumatropic stimulus may be conducted toward the tip as well as in the opposite direction.

The work seems to justify the following conclusions:

1. That the influence of the stimulus is not conducted to the elongating zone and there held from one to eight days.
2. That the latent period is not prolonged by mechanical means.
3. That the wounded tissue forms a constant irritant.
4. That this irritant is removed when regeneration is complete.

University of Michigan. January 4, 1904.

## Literature.


1) Prantl, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. (Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. Bd. I. p. 546. (Older literature is cited here.

Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. (Nova Acta Leop. Carol. 66. No. 5.) His other papers are cited here.

2) Spalding, On the traumatropic curvature of roots. (Annals of Botany. Vol. 8. 1894.)

3) „ l. c. p. 448.

4) „ l. c. p. 438.

5) „ l. c. p. 450.


## Explanation of figures.

No. 1. Pisum sativum six days after branding. The wounded tissue has been regenerated and the root is turning down.

No. 2. Pisum sativum. Radical six hours after release from plaster-cast in which it had been confined 72 hours after previous branding.

No. 3. Pisum sativum. This radical, after being wounded, grew 4 cm in the tube and developed a traumatropic curve on leaving it.

No. 4. Pisum sativum. Small part of a longitudinal section of a root-tip which was killed 48 hours after wounding. The process of regeneration is not complete.

Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S.

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

## Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin. in Marburg.

Band XVIII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

Leipzig
Verlag von Georg Thieme
1905.

# Inhalt.




Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 40 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

# Über die Anheftung der *Cladophoraceen* und über verschiedene polynesische Formen dieser Familie.

Von

**F. Brand.**

Mit Tafel V u. VI.

Die im systematischen Teile dieser Arbeit zu beschreibenden Algen sind fast alle von Frl. Jos. E. Tilden auf einer algologischen Forschungsreise nach den Sandwich-Inseln gesammelt worden. Das Material war teils getrocknet, teils in Alkohol oder in Formol aufbewahrt.

Bei Gelegenheit der zu ihrer Bestimmung vorgenommenen Vergleichungen habe ich dann unter den Exsikkaten des K. botan. Museums zu Berlin, welche mir von dessen Direktion in höchst dankenswerter Weise zugänglich gemacht worden sind, noch eine neue Spezies aus Tongatabu gefunden. Diese will ich, als gleichfalls dem Gebiete des stillen Ozeans angehörig, hier anreihen.

Die spezielle Systematik der *Cladophoraceen* steht meines Erachtens zum Teile noch auf ziemlich schwachen Füßen. Bezüglich der hydrophilen *Clad.*-Arten habe ich schon früher[1]) auf diesen Umstand hingewiesen und versucht, die labilen morphologischen Verhältnisse von den stabilen zu sondern. Mittlerweile hatte ich Gelegenheit, mich zu überzeugen, daß sich auch die marinen *Cladophora*-Arten sowie überhaupt alle *Cladophoraceen* in den Hauptpunkten und insbesondere inbezug auf die Labilität der relativen Zell-Länge[2]) ganz ähnlich verhalten, wie die *Clad.*-Arten des Süßwassers.

Das Verhältnis der Evektion werde ich in den folgenden Diagnosen nicht direkt angeben, da einerseits dieser Vorgang noch nicht allgemein bekannt zu sein scheint, anderseits zu

[1]) Brand, F., *Cladophora*-Studien. (Botan. Zentralbl. 79. 1899. p. 145 u. f.)

[2]) Zum Verständnisse der Diagnosen bemerke ich hier, daß die Zellen als „mittellang" bezeichnet sind, wenn ihre relative Länge sich innerhalb eines Maßes von 2 bis 10 Quermessern bewegt. Hält sich ihre Länge mit einer gewissen Regelmäßigkeit nahe an der obern oder an der untern Grenze dieses Spielraumes, so werden sie als „lang" oder „kurz" bezeichnet, als „sehr lang" oder „sehr kurz" aber, wenn sie häufig länger sind als 10 Quermesser, beziehungsweise die Länge von 2 Quermessern nicht immer erreichen.

systematischen Zwecken lediglich sein Resultat, nämlich die Dichotomie — richtiger Scheindichotomie — in Frage kommt.

Wo Dichotomieen schon an jungen Abschnitten der Verzweigung und somit im ganzen häufiger vorkommen, da ist die Evektion beschleunigt, wie z. B. bei *Clad. conglomerata*; wo sich solche aber nur an den ältesten Fadenteilen vorfinden, da ist sie verlangsamt, wie z. B. bei *Cl. Tildenii* und *Cl. senta* nob., oder auf ein Minimum reduziert, wie bei *Cl. Montagnei var. waianeana* nob., so daß durch den Befund an Dichotomien auch das jeweilige Tempo der Evektion konstatiert ist.

Über einen andern Punkt, nämlich über die Verhältnisse der Anheftung, muß ich aber eine ausführlichere Darstellung vorausschicken. Die hierzu dienenden Organe sind bei den Meeresalgen, von welchen unten mehrfach die Rede sein wird, mannigfaltiger ausgebildet, als bei den Formen des Süßwassers, mit denen sich die *Clad.*-Studien fast ausschließlich beschäftigten. Nebstdem besteht bei den Autoren noch keine vollständige Übereinstimmung bezüglich der Auffassung und Benennung dieser Organe, so daß manche Literaturangaben schwer verständlich sind, bisweilen sogar direkt zu Mißverständnissen einladen.

## Anheftung der *Cladophoraceen.*

Bis vor kurzem ist man von der vorgefaßten Meinung ausgegangen, daß diese Algen alle von Haus aus eine basale „Wurzel" besäßen.

Eine ganz vereinzelte Angabe, welche geeignet gewesen wäre, die allgemeine Gültigkeit dieser Auffassung in zweifelhaftem Lichte erscheinen zu lassen, machte Dillwyn[1]), allerdings schon vor nahezu hundert Jahren, indem er über *Conferva (Cladophora) Aegagropila* berichtet: „no root however has yet been detected, nor any solid bady within the mass to which the filaments might originally have been attached".

Diese Beobachtung ist aber, wie die ganze Anheftungsfrage überhaupt, lange Jahre hindurch nicht berücksichtigt worden, und von sehr vielen Arten ist noch nichts darüber bekannt. Selbst von der so verbreiteten *Cladophora fracta*, welche ja im Jugendzustande festsitzen soll, existiert heute noch keine Beschreibung oder Abbildung eines solchen jugendlichen Exemplares.

Erst ein halbes Jahrhundert nach Dillwyn macht Lorenz[2]) wieder darauf aufmerksam, daß an *Clad. (Aegagropila) Sauteri* kein primäres Haftorgan aufzufinden sei.

Schließlich hat Verfasser[3]) dieses nachgewiesen, daß bei der ganzen wohlcharakterisierten Gruppe der hydrophilen *Cladophora-Aegapropilen* niemals ein primär basales Haftorgan vorhanden ist, ja daß eine — als Repräsentant einer Subsektion — hierher ge-

[1]) Dillwyn. British Confervae. London 1809. Text zu Taf. 87.

[2]) Lorenz, J. R., Die Stratonomie von *Aegagropila Sauteri.* (Denkschr. d. Akad. Wien. 1855.)

[3]) Brand, F., Die *Cladophora-Aegagropilen* des Süßwassers. (Hedwigia. 1902. p. 34 u. f.)

hörige Art, nämlich *Cl. cornuta nob.*, während ihres ganzen Lebens überhaupt keinerlei Haftorgane ausbildet, während sich anderseits alle Angehörigen der Subsektion *Euaegagropila* durch die Fähigkeit zur Ausbildung adventiver apikaler Haftorgane vor allen andern Süßwasser-*Cladophoren* auszeichnen.

Ähnlich, wie die letztgenannte Gruppe scheint sich nach meinen neueren Beobachtungen auch die ganze Gattung *Pithophora* inbezug auf das Fehlen primärer Haftorgane zu verhalten.

Der Autor[1]) dieser Gattung versucht allerdings darzutun, daß die *Pithophora*-Pflanze typisch aus zweierlei Abschnitten, einem „kauloiden" und einem „rhizoidalen" bestehe. Sehen wir aber genauer zu, so finden wir höchstens an austreibenden Sporen gelegentlich Bildungen, welche man als Rhizoide auffassen könnte, welche mir aber den Charakter von jungen neutralen[2]) oder von atrophischen vegetativen Sprossen zu besitzen scheinen. Alle andern „rhizoidalen" Äste und Zellen, welche Wittrock abbildet, sind nach meiner Auffassung unzweifelhaft rein vegetativer Natur und stellen invertiert entsprungene — bisweilen sogar mit Sporen besetzte — und in inversem Sinne sich weiter entwickelnde Sprosse oder deren Primordien dar.

Die Inversion oder Polaritätsumkehr als solche hat Wittrock keineswegs übersehen, nur benennt und beurteilt er dieses Verhältnis in anderer Weise, als dermalen üblich ist. Einmal[3]) heißt es: „Äste welche am oberen Ende der Mutterzelle entstehen, sind normal. Nebst diesen finden sich bisweilen akzessorische Äste, welche an andern Stellen, meist am untern Ende der Mutterzelle entstehen". An anderer Stelle[4]) bekennt sich der Autor zu der Überzeugung, daß die „basalen akzessorischen" (d. i. die invertierten) Äste das morphologische Äquivalent der *Cladophora*-Rhizoiden darstellten.

Daß sich eines dieser vermeintlichen (axil basalen) Rhizoide von *Pithophora* jemals angeheftet habe, hat weder Wittrock noch sonst jemand gesehen, und der genannte Forscher gibt für diesen Umstand die kaum akzeptable Erklärung,[5]) daß diese Organe „nur im morphologischen, nicht aber im physiologischen Sinne dem Wurzelsysteme angehörten"; dagegen hat schon Möbius[6]) gezeigt, daß aus jener Seite der Spore, welche dem Ursprunge des Kauloids entgegengesetzt ist, nebst rhizoidähnlichen Fäden auch unzweifelhaft vegetative („kauloide", Wittrock) Sprosse entstehen können.

Aus den Abbildungen der „*Pithophoraceae*" ersehen wir dann noch deutlicher, wie die in ihrer Bedeutung früher weniger beachtete Tatsache der Inversion den Autor dieses Werkes ver-

---

1) Wittrock, V., Development etc. of the *Pithophoraceae*. (Nova Acta. Soc. sc. Upsal. 1877.)

2) Vergl. d. Verfassers „Süßwasser-*Aegagropilen*". p. 47 u. f.

3) Wittrock, l. c. p. 7.

4) l. c. p. 27. Anmerkung.

5) l. c. p. 33.

6) Möbius, M., Berichte D. Bot. Ges. 1895. p. 538 u. Taf. 31. Fig. 6d.

anlaßt hat, allen jenen basalen Ästen, welche nach einer der Wachstumsrichtung der übrigen Pflanze entgegengesetzten Seite entsprangen, rhizoidale Natur zuzuschreiben, wenn sie sich auch in ihrem sonstigen Verhalten von vegetativen Sprossen nicht unterschieden.

Wir sehen also in der *Cladophora*-Subsektion *Euaegagropila* und in der Gattung *Pithophora* zwei Grünalgengruppen vor uns, welche der typischen primär-basalen Haftorgane entbehren, also von Haus aus freischwimmend sind, welche dagegen adventive Haftorgane durch Transformation von Zweigspitzen entwickeln können, während sie zugleich befähigt sind, unter gewissen Verhältnissen die Richtung ihres Spitzenwachstums vollständig umzukehren. (Vergl. unsere Figuren 2, 18 und 19 auf Tafel V.)

Diese Beispiele mögen vorläufig genügen, um auf die systematische Bedeutung der Haftorgane hinzuweisen. Einer ausgedehnten Berücksichtigung dieser Verhältnisse steht zur Zeit noch der Umstand entgegen, daß sie noch nicht bei allen Arten genügend bekannt sind, und es sollen die folgenden allgemeinen Betrachtungen und speziellen Beschreibungen einiges zur Aufklärung dieser Frage beitragen.

Die Anheftung kann entweder unmittelbar stattfinden oder durch besonders ausgebildete Haftorgane vermittelt werden.

Unmittelbare Anheftung unverändeter vegetativer Zellen habe ich nur bei einer einzigen Art gesehen, nämlich bei *Cladophora basiramosa* Schmidle. Diese bemerkenswerte Alge, welche ich in meine *Clad.*-Sektion *Affines* einreihe, sitzt einfach mit der untern Fläche ihrer Basalzelle dem Substrate auf und zwar ohne erkennbare Zwischensubstanz oder Membranverdickung.

Schmidle[1]) bildet ein Basalstück ab, dessen Ansatzfläche etwas schräg zur Fadenachse steht; nebst derartigen Fällen habe ich auch Exemplare gefunden, welche so rechtwinklig auf der Oberfläche von Sandkörnern aufsaßen, daß der Anschein entstand, als seien die Fäden der Quere nach glatt abgeschnitten und dann mit der Schnittfläche aufgeklebt worden, oder als wüchsen sie aus dem Steine heraus.

In der Regel existieren aber eigene Haftorgane. Dieselben können entweder einen protoplasmatischen Inhalt, und somit Zellcharakter besitzen (Rhizoide, Helikoide und Cirroide) oder auch lediglich aus Membransubstanz bestehen (Dermoide). Diesen Unterschied möchte ich besonders betonen, da er mir bisher noch nicht beachtet worden zu sein scheint.

Am bekanntesten sind die Rhizoide oder Rhizinen, auch Hapteren genannt, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den Haarwurzeln der höheren Pflanzen haben können und deshalb von einigen Algologen geradezu als Wurzeln bezeichnet werden. Die Rhizoide sind in voller Entwicklung mehr oder weniger verzweigt, und ihre Äste gliedern sich später durch Scheidewände ab. Sie sind befähigt, in Schlamm, vermodernde Pflanzenstoffe

[1]) Schmidle, W., Hedwigia. 1897. p. 13 u. Taf. III. Fig. 5.

und dergl. oder — als „intrakutikuläre Verstärkungsrhizinen" — selbst in abgelebte Stammzellen der eigenen Pflanze einzudringen, oder sich den Unebenheiten rauher Fremdkörper unter entsprechender Modifikation ihrer ursprünglich zylindrischen Fadenform anzuschmiegen. Ihre Oberfläche ist meist etwas gallertig oder verschleimt und dadurch mehr oder weniger klebrig.

Die Rhizoidfäden sind meist von geringerer und weniger gleichmäßiger Dicke als die vegetativen Fäden und oft ärmer an Chlorophyll. Ihr Chlorophyllgehalt kann jedoch — insbesondere bei *Cladophora* — jenem der andern Fäden nahe oder gleich kommen. Es scheint das besonders dann der Fall zu sein, wenn sie bis zu einem gewissen Grade belichtet sind, oder wenn sie als Vermehrungsorgane fungieren.

Im übrigen können sich die Rhizoide verschiedener Individuen einer und derselben Art in sehr mannigfaltiger Weise ausbilden: bald weniger, bald mehr verzweigt, bald kurz- — bald langzellig, haarwurzelartig, korallenartig oder selbst pseudoparenchymatisch, und es gilt das insbesondere von den primären basalen Rhizoiden. An den verschiedensten, sowohl hydrophilen als halophilen *Cladophora*-Arten habe ich mich überzeugen können, daß diese Organe der variabelste Teil des ganzen Thallus sind, indem sie in feinfühligster Weise auf die wechselnden Modifikationen der Unterlage und der sonstigen Außenverhältnisse morphologisch reagieren, und daß infolgedessen ihre speziellere Ausgestaltung für Zwecke der Systematik vorläufig nicht zu verwenden ist.

In vielen Fällen dienen gewisse Abschnitte der Rhizoide als Vermehrungsorgane, indem sie entweder stolonenartig über die Unterlage hinkriechen und in pseudosympodialer Weise vegetative Sprosse nach oben senden, oder indem sie aus reich verzweigten und kurz gegliederten Fäden, welche oft vergrößerte und unregelmäßig gestaltete Zellen enthalten — die stellenweise sogar zu einer Art von Pseudoparenchym zusammentreten können — orthotrope Sprosse entwickeln.

Auch diese Verhältnisse haben sich mir als sehr wechselnd erwiesen, und ich habe „Speicherwurzeln", wie derart modifizierte Rhizoidabschnitte auch genannt worden sind, oft nur an einzelnen Individuen eines Rasens oder nur zu gewissen Zeiten erscheinen sehen, so daß auch von dieser Seite zunächst keine Förderung der Systematik in Aussicht steht.

Wichtiger, als die endgültige Ausgestaltung der Rhizoide ist ihr Ursprung und ihre Entstehungsweise. Die Rhizoide können entweder primär oder sekundär (adventiv) sein. Sie entspringen entweder axil oder seitlich aus dem unteren Ende von Stamm- oder Zweigzellen oder seitlich aus deren oberen Ende oder endlich axil aus der Spitze von Terminalzellen.

Die primären Rhizoide stellen immer eine basipetale mehr oder weniger verzweigte Verlängerung der Hauptachse dar. Aber auch adventive Rhizoide können in ähnlicher Weise entstehen, wenn der plasmatische Inhalt der untersten Stammzellen verarmt

oder geschwunden ist, und können dann als „intrakutikuläre Verstärkungsrhizinen (Wille) von der untersten wohlerhaltenen Zelle aus innerhalb der Membranen jener abgelebten Glieder nach abwärts wachsen.

Anders verhalten sich Willes „extrakutikuläre Verstärkungsrhizinen", welche Kützing[1]) als charakteristisch für seine *Cladophora*-Sektion *Spongomorpha* bezeichnet hat. Diese adventiven Rhizinen entspringen meist seitlich aus dem unteren Ende gewisser Stammzellen und laufen dann in der Nähe des Hauptstammes, aber zumeist nicht an denselben angeschmiegt, sondern in etwas schräger Richtung zur Unterlage herab. (Fig. 1, Tafel V u. Fig. 24 Tafel VI.)

In einzelnen Fällen, so z. B. häufig bei *Cladophora longiarticulata* Nordst. var. *valida* nob. und regelmäßig bei *Clad. Tildenii* nob. treten sie aber nicht aus Stammzellen, sondern aus den Basalzellen von Hauptästen aus, so daß Insertionsformen entstehen, welche an jene erinnern, die Kützing[2]) an seinen (zweifelhaften) *Aegagropila*-Arten, *Aeg. Zollingeri*, *herpestica*, *modonensis* und *repens* abbildet.

Diese Art von Rhizinen dient offenbar nicht nur zur Unterstützung der primären Haftorgane, sondern wohl in gleichem Grade, wenn nicht vorwiegend, zum Ersatze derselben für den Zeitpunkt des Absterbens und der Auflösung der ältesten Stammzellen. Sie sind auch nicht ausschließliches Eigentum der Sektion *Spongomorpha*, sondern kommen gelegentlich auch an *Cladophora glomerata* vor. Hier habe ich sie an solchen Exemplaren auftreten sehen, welche, in seichtem Wasser flutend, mit ihrem untersten Abschnitte auf Steinen oder Holz auflagen. Unter solchen Verhältnissen scheint der Kontaktreiz zu veranlassen, daß sich an der vorletzten oder selbst dritt- bis viertletzten Stammzelle Verstärkungsrhizinen bilden können.

Während die bisher erwähnten Rhizoide alle aus dem untern Ende ihrer Mutterzellen — entweder zentral oder seitlich — austreten, entstehen sie bei einer ganzen *Cladophora*-Gruppe, nämlich bei den hydrophilen *Aegagropilen*, sowie bei einzelnen anderen *Clad.*-Arten, wie *Cl. rhizoplea* Kjellm., *Cl. Dusenii* nob., *Cl. (Aeg.) Montagnea* var. *waianeana* nob. sowie bei einer *Siphonocladus*-Art: *S. brachyarthrus* Svedelius, regelmäßig als apikale Rhizoide aus der Spitze von vegetativen Ästen oder neutralen Sprossen. Waren dergleichen Äste aus der untersten Stammzelle invertiert entsprungen, was bei den Süßwasser-*Aegagropilen* sehr häufig der Fall ist, so können sie, nachdem ihre Spitzen zu api-

---

[1]) Kützing. Spez.-Algar. p. 417: „ramos descendentes tenuiores et longius articulatos radiciformes".

[2]) Kützing, Tabul. phycol. IV. 64. 66. 68 u. 70. *Aeg. Zollingeri* und *Aeg. modonensis* stellt Bornet nach Angabe von Hariot zu *Siphonocladus*. Auch hier scheinen mir diese Algen nicht am richtigen Platze zu sein, da sich ihre vegetativen Äste regelmäßig durch Septa abgrenzen. Nach Kützings Abbildung zu schließen, scheinen sie mir näher an *Spongomorpha* zu stehen.

kalen Rhizoiden ausgebildet sind. bei oberflächlicher Betrachtung für primäre Rhizoide gehalten werden.

Als pathologische Gebilde habe ich apikale Rhizoide in seltenen Fällen auch an *Cladophora fracta* gefunden, wenn dieselbe längere Zeit an Wassermangel gelitten hatte (*stadus uridus*).

An die apikalen Rhizoide schließen sich als gleichfalls aus Spitzenzellen entstandene fadenförmige und verzweigte Haftorgane die Helikoide[1] (Wittrock) an. welche dieser Forscher an einigen *Pithophora*-Arten entdeckt hat. Diese Organe bilden in der Regel nur Äste einer Ordnung, welche sich nicht durch Scheidewände abgliedern: sie enthalten immer reichlich Chlorophyll, sind nicht klebrig und dringen nicht in die Unterlage ein. sondern umfassen Fremdkörper. wie die Finger einer Hand.

Die *Pithophora*-Helikoide sitzen an vegetativen Ästen, welche aus dem oberen Teile ihrer Mutterzelle entsprungen sind. Bei *Cladophora (Aeg.) socialis* var. *sandwicensis* nob. finden sich aber ganz ähnliche Organe an basalseitlich aus Stammzellen entspringenden und oft rhizoidähnlichen Ästen. (Vergl. Fig. 13—16 unserer Tafel V.) Schließlich können auch *Pithophora*-Helikoide unter Umständen rhizoidähnlich enden, wie ich das bei *Pithophora microspora f. subsalsa* nob. gesehen habe.

Die dritte Art der fadenförmigen Haftorgane endlich, nämlich die Cirroide[2] (nob.) entfernen sich nur wenig vom Charakter der vegetativen Fäden, von welchen sie sich nur durch einige Verdünnung und durch hackenförmige oder spiralige Krümmung unterscheiden. Sie finden sich besonders bei der *Clad.*-Sektion *Spongomorpha* seltener bei den Süßwasser-*Aegagropilen* und vereinzelt bei anderen *Clad.*-Arten, z. B. *Cl. heteronema f. sandwicensis* nob. (Fig. 5 Taf. V).

Den vorstehend besprochenen protoplasmahaltigen fadenförmigen Haftorganen steht ein plasmafreies, rein membranöses Gebilde gegenüber, welches ich als Dermoid bezeichnen möchte. Dasselbe besteht aus einem flachen, entweder ganzrandigen oder mehr oder weniger gelappten Saume von Membransubstanz, welcher das Ende einer vegetativen Zelle umgibt und mit der Unterlage oder mit einer fremden Zelle verbindet.

Das Dermoid kann an einer gewöhnlichen vegetativen Zelle von normaler Länge sitzen und bildet dann im Vereine mit dem meist etwas abgestutzten Ende derselben eine „Haftscheibe". (Fig. 26 Taf. VI.) Wird aber zugunsten des Dermoids durch Abgliederung oder Sprossung eine eigene Zelle gebildet, welche erheblich kürzer (und meist auch dünner) ist, als die vegetativen Zellen, so entsteht die „Fibula" (Fig. 32—34 Taf. VI).

Primär-basale Haftscheiben sind von verschiedenen Angehörigen der *Cladophoraceen*-Familie angegeben, so von *Rhizo-*

[1] Da deutlich spiralige Windungen an diesen Organen nicht vorkommen, scheint mir die von Wittrock gewählte Benennung nicht sehr bezeichnend zu sein, soll aber der Priorität wegen beibehalten werden.

[2] Vergl. Brand. *Cl.-Aegagrop.* d. Süßwassers. p. 44.

*clonium pachydermum* Kjellm, der nach der Abbildung zu schließen ebenfalls mit *Rhizoclonium* verwandten *Cladophora glomerata* var. *petraea* Hansgirg[1]) von *Clad.* (*Chamaethamnion*) *pygmaea* Reinke und der bezüglich ihrer Zugehörigkeit zur Gattung sehr zweifelhaften *Cl. tomentosa* Suringar.

An typischen *Cladophora*-Arten habe ich noch niemals ein dermoidales, sondern immer nur rhizoidale primäre Haftorgane gesehen. Harvey[2]) schreibt seinen *Cl. Feredayii* und *Bainesii* basale Haftscheiben zu; ein Blick auf die zugehörigen Tafeln lehrt aber, daß es sich hier um eine flächenförmig ausgebreitete reichliche Verästelung von Rhizoiden handelt. Eine vereinzelte Angabe von Lemmermann[3]) ist zu kurz, um zu einer bestimmten Überzeugung zu führen.

Als sekundäre apikale Bildung vermittelt die Haftscheibe bei der Gattung *Microdictyon* jene gegenseitigen Verbindungen der Zweige, welche früher fälschlich als Anastomosen bezeichnet wurden. Nach der Darstellung von Bitter flacht sich das obere Ende einer vegetativen Spitzenzelle im Kontakte mit einer fremden Zelle mehr oder weniger ab, während sich im Umkreise der Berührungsfläche — bisweilen auch an ihr — die Membran erheblich verdickt[4]). Die Zelle, welche dieses (glattrandige) Dermoid trägt, ist im übrigen nicht verändert, und es wird insbesondere ihr äußerster Abschnitt nicht durch eine Scheidewand abgegliedert. Derartige Organe werden wir auch an *Cl. Tildenii* nob. finden.

In andern Fällen entstehen, wie bereits angedeutet, als Träger des Dermoids eigene kurze Zellen, entweder selbstständig, seitlich aus einem Aste entspringend, oder terminal durch unsymmetrische Teilung der Endzelle. Hier ist das Dermoid niemals dauernd ganzrandig, sondern in entwickeltem Zustande immer gelappt oder radiär verzweigt.

Solche Zellen hat zuerst Agardh[5]) bei *Valonia fastigiata* beobachtet und mit dem Namen „Fibula" bezeichnet. Später haben Murray und Boodle[6]) die Verhältnisse der gegenseitigen Verbindungen, welche zwischen den Terminalästen von Struvea vorhanden sind, aufgeklärt und die Organe, durch welche diese Scheinanastomesen vermittelt werden, als „Tenakula" bezeichnet. Diese Organe sollen nach Annahme der genannten Autoren von den Agardhschen Fibeln verschieden sein, weil sie nicht seitlich entsprängen, wie die *Valonia*-Fibeln und weil ihr Dermoid (rootlets) anders gestaltet sei.

Ich muß nun gestehen, daß ich nach Maßgabe der Beschreibungen und Abbildungen keinen wesentlichen Unterschied

---

[1]) Hansgirg, Prodromus. II. p. 223. Diese Alge hat mit *Cl. glomerata* gar nichts zu tun.

[2]) Harvey, Phycologia Austr. Taf. 47 und 78.

[3]) Lemmermann, Forsch. Ber. Plön. 6. Abt. 2. p. 178.

[4]) Nach Bitter (Jahrb. f. wiss. Bot. 34. 1900. p. 210) besitzen die Dermoide von *Microdityon* einen größeren Wassergehalt als die übrigen Membran.

[5]) Agardh, J. G., Acta univ. Lund. 23. 1886—1887.

[6]) Murray, G., und Boodle, L., Annals of Bot. 2. 1888—1889.

zwischen den von Agardh einerseits und Murray und Boodle anderseits benannten Organen finden konnte. Die letztgenannten Autoren geben überdies zu, daß sie einmal auch ein Tenakel mit seitlichem Ursprunge gesehen hätten, und bei den von mir untersuchten *Boodlea*-Arten kamen eben so häufig seitenständige wie endständige Fibeln vor.

Im übrigen sind Form und Größe dieser Dermoid-Träger und insbesondere die Ausbildung und Verzweigung des Dermoids einem sehr großen Wechsel unterworfen, weil diese Organe sich nicht nur allmählich entwickeln, sondern auch von vornherein gewisse individuelle Verschiedenheiten zu besitzen scheinen.

Die Bezeichnung „rootlets" und eine andere Angabe der zitierten Arbeit[1], welche sagt „das Tenakel besteht aus einem Ringe von ausstrahlenden verzweigten Rhizoiden", sind nach unserem Sprachgebrauche mißverständlich, weil auch die Ausstrahlungen der „Tenakel" nicht wie die Rhizoide einen zelligen Charakter besitzen, sondern lediglich Wucherungen der Membransubstanz, d. i. Dermoide, darstellen.

Die Entwicklung der Dermoidverzweigung konnte ich an meinen *Boodlea*-Arten gut beobachten, indem mir ihre verschiedenen Stadien ins Gesichtsfeld kamen. Anfangs war der Saum schmal und ganzrandig (vergl. Fig. 32 Taf. VI), wie er an *Microdictyon* und *Clad. Tildenii* zeitlebens bleibt; dann traten einzelne dichotomisch geteilte Ausläufer auf (Fig. 33 Taf. VI) welche oft lebhaft an Agardhs Abbildung der Fibeln von *Valonia fastigiata* erinnerten, um sich schließlich zu einer reich dentritisch verzweigten Ausstrahlung zu entwickeln (Fig. 34 ibid).

Demnach glaube ich, daß die ältere Bezeichnung „Fibula" auch für die ähnlichen Organe von Struvea, Boodlea usf. beizubehalten ist.

Die Verzweigungen einzelner Dermoide können unter Umständen so üppig werden, daß das ursprünglich scheibenförmige Aussehen der Fibularbasis sich in einen büscheligen Habitus umwandelt. Sodann können sich verschiedene Unregelmäßigkeiten im Baue der Fibeln ergeben, von welchen die auffallendste darin besteht, daß sich die Fibelzelle gabelt und jeder Zweig dann ein Dermoid entwickelt.

Nebst den vorerwähnten sind noch andere Algen, wie z. B. *Spongocladia vaucheriiformis* und *Dictyosphaeria favulosa* mit Fibeln ausgerüstet. Die Fibeln letzterer Alge haben nach Heydrichs Darstellung in ihrem Verhältnisse zum übrigen Thallus und in ihrer Form gewisse Eigentümlichkeiten, besitzen aber doch die wesentlichen Charaktere dieser Organe.

Nunmehr gehe ich zur Besprechung der mir vorliegenden polynesischen Algen über.

[1] l. c. p. 273.

## A. Süsswasseralgen.

1. ***Cladophora (Spongomorpha) longiarticulata*** **Norstedt**[1]) (*Clad. Nordstedtii* De Toni.) **var.** ***valida*** **n. var.** (Fig. 1 Taf. V).

Differt a specie filis principalibus 85 — 115 (raro 140) μ crassis; filis terminalibus ad 40 (raro 35) μ attenuatis; insertionum septis hinc inde paululum in cellulam matricalem revectis.

Hab. ad Pearl city ins. Hawaii in aqua celeriter fluente.

Die Alge bildet flutende Stränge, welche aus langen, an einzelnen Stellen sehr zerstreut verzweigten, an anderen aber mit dichten Zweigbüscheln besetzten Fäden zusammengedreht sind.

Ihre Hauptfäden sind wesentlich kräftiger als jene der Hauptform und können nahezu das dreifache des von Nordstedt angegebenen Maximaldurchmessers erreichen.

*Cl. longiarticulata* Nordst. stammt gleichfalls von den Sandwichsinseln, lebt aber in ruhigem Wasser (in piscinis), während unsere Alge in strömendem Wasser vegetiert. Ich mußte mir deshalb die Frage vorlegen, ob letztere nicht besser zu *Cl. fluviatilis* Möbius zu ziehen sei. Die Seltenheit der Trichotomien, die etwas bauchige Form der Spitzenzellen und insbesondere die Ursprungsweise der Verstärkungsrhizinen erinnern aber mehr an *Cl. longiart.* Nordstedt. Diese Rhizoide entspringen nämlich nicht nur seitlich aus Stammzellen, sondern oft auch aus dem untern Ende von Hauptästen, deren direkte axil-basipetale Fortsetzung sie dann zu bilden scheinen, wie ich das an einem Originalexemplare von Nordstedts Alge einmal gesehen habe. In solchen Fällen habe ich öfters auch eine Verspätung der basalen Scheidewandbildung beobachtet.

Die Verstärkungsrhizinen endigen entweder mit rhizoidaler Verzweigung oder auch mit helikoidähnlichen Klammern. Ebenso wie bei der Normalform entstehen frühzeitig zahlreiche Scheindichotomieen, welche später an der Basis auch ein kurzes Stück verwachsen können.

Die Zunahme der Alge erfolgt hauptsächlich durch Spitzenwachstum, jedoch kommt auch interkalare Zellteilung vor und zwar sowohl an den Stämmen als in der Verzweigung.

Die Zellen sind von sehr wechselnder, im allgemeinen von mittlerer Länge und gewöhnlich in der Verzweigung kürzer als an den Stämmen.

An den untersten Abschnitten der Hauptstämme findet man oft den Zellinhalt und die Querwände mehrerer aufeinanderfolgender Zellen geschwunden, so daß dann eine längere, inhaltsarme, aber dickwandige Röhre entsteht — ähnlich wie bei *Cl. glomerata.*

Eine sehr häufige Erscheinung besteht darin, daß die Scheidewände, welche die Zweigbasis von der Mutterzelle abgrenzen, nicht im Niveau der seitlichen Stammwand liegen,

[1]) Nordstedt, O., De *Algis* et *Characeis sandwicensibus.* p. 19. t. 2; non *Cl. longiarticulata* J. Ag. Algae Nov. Zeland. N. 11 (sub *Lychaete*) nec *Cl. longiarticulata* Kütz. Tab. phyc. III. 94.

sondern, wenigstens mit ihrem obern Rande, um eine Kleinigkeit in die Mutterzelle zurückgerückt sind. Dieses Verhältnis, welches zwar ganz vereinzelt bei verschiedenen *Cl.*-Arten vorkommen kann, ist doch um deswillen hier bemerkenswert, weil es außer bei unserer einen hydrophilen Varietät nur bei marinen Algen, nämlich bei *Florideen (Callithamnion)* und *Chlorophyceen (Ectocarpus*-Arten, *Cl. Tildenii* nob. und *Cl. Montagneana* var. *sandwicensis* nob.*)* als mehr oder weniger regelmäßige Erscheinung bekannt ist.

Die Stammform ist, wie oben angeführt, in demselben Gebiete entdeckt worden.

### 2. *Cladophora (Spongomorpha) fluviatilis* Möbius[1]).

Eine Vergleichung meines Materiales mit der Beschreibung und Abbildung, welche Möbius von der javanischen Form gibt, ließ keinen haltbaren Unterschied erkennen.

Kleine quantitative Differenzen, wie z. B. ein etwas geringerer Quermesser der Fäden und dergl. können in Anbetracht der vielfachen zufälligen Schwankungen, welchen diese Verhältnisse bei der Gattung *Cladophora* unterworfen sind, nicht ins Gewicht fallen.

Diese Art scheint mir noch mehr als die ihr nahe verwandte *Cl. longiarticulata* Nordstedt eine Übergangsform zwischen dem *glomerata*-Typus und der Sektion *Spongomorpha* darzustellen. Sie unterscheidet sich nämlich von einer ärmlich verzweigten *Cl. glomerata* fast nur dadurch, daß die Verstärkungsrhizinen zahlreicher und regelmäßiger vorhanden sind, als das bei letzterer Alge jemals vorkommt.

Im vorliegenden Materiale sah ich die Verstärkungsrhizinen alle aus Stammzellen entspringen und an der Ursprungsstelle frühzeitig eine Scheidewand bilden, wie das auch Möbius abbildet.

Diese Spezies war bisher nur aus einem Flusse bei Semarang auf Java bekannt; unser Material stammt aus einem Bergstrom auf Hawaii.

### 3. *Pithophora macrospora* n. sp. (Fig. 2—4 Taf. V).

Pith. subvalida, fluitans; filamento principali 75—90 (raro 110) μ crasso; ramis duorum ordinum, solitariis, binis oppositis vel trinis verticillatis; cellulis vegetativis vulgo praelongis; sporis inclusis singulis nec non geminatis, orculiformibus, ad 400 μ longis, ad 125 μ latis vel terminalibus forma maxime diversis: ellipsoideis, fusiformibus vel hastiformibus ad 800 μ longis et ad 140 μ latis.

Hab. in flumine ins. Hawaii.

Das augenfälligste Kennzeichen, welches diese Art von allen andern unterscheidet, besteht in der besonders im Gegensatze zu

[1]) Möbius, M., Ber. D. Bot. Ges. 11. 1893. p. 119 und Taf. 8. Fig. 1, a, b, c.

dem nur mittelstarken Fadendurchmesser so hervorragenden Größe und in der lang zugespitzten Form, welche ihre terminalen Dauerzellen erreichen können. Ich muß aber darauf aufmerksam machen, daß diese Organe[1]) nur allmählich zu ihrer endgültigen Form und Größe heranwachsen, und daß man nicht immer gleich im ersten Präparate ausgewachsene und charakteristische Exemplare zur Ansicht bekommt.

Sodann ist auch der hier gar nicht seltene Austritt von drei Ästen aus einer Zelle ein bei den meisten andern *Pithophora*-Arten weniger häufiges Vorkommnis.

An dieser Art habe ich mich zuerst davon überzeugt, daß sich die Gattung *Pithophora* inbezug auf Umkehr der Polarität morphologisch ganz ähnlich verhält, wie die Gruppe der Süßwasser-*Aegagropilen*. Ich nehme aber vermutungsweise an, daß bei unserer flutenden Art die Inversion nicht durch Wechsel des Lichteinfalls zustande kommt, wie das bei den *Aegagropilen* der Fall zu sein scheint, sondern daß sie hier durch negativen Rheotropismus veranlaßt wird, wenn einzelne Teile der Pflanze zufällig in eine ihrer früheren Lage entgegengesetzte Richtung geraten sind. Hiefür spricht das Verhalten von *Clad. glomerata*. Wenn diese Alge an Stellen vegetiert, wo das Wasser über stark geneigte Flächen abfließt, dann folgt ihre Wachstumsrichtung lediglich dem Strome und kann dadurch scheinbar transversal bis negativ heliotropisch oder geotropisch werden. Dieser Fall tritt auch in Spritzwasser ein, wo die Strömung kaum merklich ist und keine nennenswerte mechanische Wirkung ausüben kann.

## B. Meeresalgen.

### 1. ***Pithophora microspora*** Wittrock[2]) ***forma subsalsa*. n. f.**

Differt a specie filis principalibus ad 105 $\mu$ crassis; sporis terminalibus eximie conicis; ramis lateralibus et terminalibus interdum rhizoideis.

Hab. in aestuariis submarinis ad Punalulu, Hawaii.

Diese Alge lebt in Gesellschaft einer (sterilen) *Oedogonium*-Art, so daß das Wasser des Fundortes nur schwach salzhaltig zu sein scheint.

Ich habe keine Varietät, sondern nur eine Form angenommen, weil das unreine Aussehen der Fäden dafür sprach, daß die Alge unter ungünstigen Vegetationsbedingungen stand, und daß es sich vielleicht nur um einen abnormen Zustand handelt.

---

[1]) Die Dauerzellen von *Pithophora* unterscheiden sich bekanntlich von jenen der Gattung *Cladophora* wesentlich dadurch, daß sie nicht aus einer ganzen vegetativen Zelle, sondern nur aus einem kleineren Teile derselben entstehen, welcher sich durch eine Scheidewand abgliedert. Diese Organe hat Wittrock (l. c.) als „Sporen“ bezeichnet und auf ihre Existenz die Gattung *Pithophora* begründet. Wille dagegen rechnet Wittrocks Sporen zu seinen „Akineten“.

[2]) Wittrock, V., Boletim da Societ. Broteriana. Fasc. 3—4. p. 132. Coimbra 1885.

Da bei der Gattung *Cladophora* unter dem Einflusse ungünstiger Außenverhältnisse außergewöhnliche Rhizoidbildung stattfinden kann, so könnte man bezüglich der korallenartig rhizoidal endenden Zweige, mit welchen sich unsere Alge bisweilen festsetzt, eine analoge Entstehungsursache (Einschwemmung) vermuten. Als wirksame Haftorgane fungieren ja bei *Pithophora* außerdem nur Helikoide.

Die *Pithophora*-Arten bewohnen in der Regel süßes Wasser und nach Wittrocks Angabe ist die Gattung nur einmal in salzhaltigem Wasser gefunden worden. Diese Alge, welche in einem brackischen Mangrovesumpfe auf den Samoa-Inseln gesammelt wurde, war aber steril und Wittrock[1]) ist nicht ganz überzeugt, daß sie überhaupt zu *Pithophora* gehöre.

Es existiert aber noch eine ältere Angabe von Kützing[2]), nach welcher *Clad. acrosperma* (Roth) Kützing (d. i. *Pithophora Röttleri* Wittrock) in Seesümpfen bei Tranquebar gefunden worden sei. Diese Alge war fertil und bezüglich ihres Gattungscharakters ebensowenig zweifelhaft, wie die unserige, an welcher sich nicht allzu selten sowohl interkalare als terminale Sporen finden.

Die typische *Pith. microspora* ist hydrophil und nur aus Afrika bekannt. Wenn meine oben angedeutete Vermutung zutrifft, gehört auch die f. *subsalsa* eigentlich nicht zu den Meeresalgen, welchen ich sie hier nur in Rücksicht auf den Fundort vorläufig angereiht habe.

**2. *Cladophora heteronema* (Ag.) Kützing[3]) emend. Hauck[4])**
(sub nomine *Cl. fracta*, f. *marina*) ***f. sandwicensis.*** n. f.
Taf. V Figur 5.

Differt a specie filis terminalibus interdum cirroideis.
Hab. in aestuariis ins. Hawaii.

Kützing bringt diese in der Phycologia germanica auf Agardhs *Conferva heteronema* begründete Art in den Spezies Algarum und in den Tabulae phycologicae nicht wieder. Welche Gründe den Autor bewogen haben, seine Spezies einzuziehen, und zu welcher andern Form er seine *Cl. heteronema* etwa später gerechnet haben mag, darüber findet sich keine Andeutung.

Später hat Hauck (l. c.) diese verlassene Spezies wieder aufgenommen, aber nur als eine Abart (forma marina) der hydrophilen *Clad. fracta* (Flor. Dan.) Kütz. aufgefaßt. Diese Auffassung scheint mir von vornherein nicht zulässig zu sein, weil schon vorher eine *Clad. (Conferva) fracta marina* von Lyngby[5]) auf-

[1]) Wittrock, *Pithophoraceae.* p. 69.
[2]) Kützing, Phycol. general. p. 265.
[3]) Kützing, Phycol. germanica. p. 210.
[4]) Hauck. Meeresalgen. p. 461—462. Die hier gegebene Diagnose betrachte ich als maßgebend.
[5]) Lyngby, *Hydrophyt. Dan.* p. 152. Diese Alge stellt eine Form von *Cl. refracta* (i. e. *albida* nach Hauck) dar.

gestellt war. Sodann hat sich diese systematische Änderung auch deshalb nicht bewährt, weil ihr die zweckmäßige und allgemein übliche Einteilung der Sektion *Eucladophora* in hydrophile und halophile Arten entgegensteht.

Unter diesen Verhältnissen hat auch De Toni für die Hauck'sche Form in seiner Sylloge keinen Platz gefunden und hat ihrer nur gelegentlich einmal[1]) (bei *Cl. crucigera*) Erwähnung getan. In der Aufzählung der Arten und Varietäten sowie im Register wird man sie aber vergeblich suchen.

Es liegt auch gar kein sachlicher Grund vor, welcher zu der von Hauck vorgeschlagenen Benennung einladen könnte. Die hier in Frage kommenden marinen und submarinen Formen haben zwar oft eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen der hydrophilen *Cl. fracta*, und man könnte auch daran denken, daß sie sich aus eingeschwemmten Exemplaren letzterer Art entwickelt hätten, der Nachweis einer derartigen genetischen Beziehung fehlt aber noch vollständig; dagegen sind gewisse Verschiedenheiten unverkennbar.

Erstens ist die Neigung zur Bildung langer unverzweigter Fäden bei den Salzwasserformen weniger ausgesprochen, und zweitens geht die Evektion, d. h. die Umwandlung der terminal seitlichen Insertionen in Scheindichotomien bei ihnen im allgemeinen schneller von statten als bei den Süßwasserformen, auch kommen subterminale Insertionen seltner vor. Schließlich ist die Ausbildung typischer Dauerzellen (Winterzellen oder prolific cells), welche im Süßwasser so häufig zur Beobachtung kommt, bei den Salzwasserformen noch nicht gesehen, jedenfalls noch nicht beschrieben worden.

*Cl. heteronema* scheint für sich allein ebenso formenreich zu sein, als *Cl. fracta*, und es werden von dieser Art mit der Zeit noch eine Anzahl von Varietäten und Formen unterschieden werden müssen: für deren Benennung würden aber keine systematischen Unterabteilungen mehr zu Gebote stehen, wenn man die marine Art von vornherein als eine der Süßwasserart untergeordnete Form auffassen wollte.

Das von Agardh angegebene Kennzeichen: „filis principalibus discoloribus", welches Kützing (l. c.) mit den Worten „Hauptäste oft durch schmarotzende Cocconeiden braun gefärbt" erläutert, ist nicht als obligatorischer Bestandteil der Diagnose aufrecht zu erhalten. Die Angabe hat aber doch eine gewisse Bedeutung, indem sie darauf hindeutet, daß die Alge sich wenigstens vorwiegend durch Prolifikation erhält. Alte, obsolete Fäden treiben zu gewissen Zeiten wieder aus, in welchem Falle dann eine auffallende Differenz in der Färbung zwischen den verunreinigten alten und den frischen grünen neuen Thallusabschnitten sich bemerklich macht.

Primäre Haftorgane habe ich bis jetzt weder an meiner Form, noch an der Art gefunden. Hauck macht die Angabe

---

[1]) De Toni, Sylloge Algarum. I. p. 235.

„mehrere cm hohe, verworrene Rasen", gibt jedoch die Art und Weise der Befestigung nicht an. Agardhs und Kützings Diagnosen scheinen sich auf freischwimmende Exemplare zu beziehen.

Bezüglich der Verzweigung habe ich Haucks Diagnose dahin zu ergänzen, daß bisweilen auch vereinzelte Oppositionen vorkommen, wie ich an einem Originalexemplare dieses Autors (vom Lido bei Venedig) gefunden habe.

Inbezug auf die Ursprungsweise der Äste besteht ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den aus jungen, noch lebhaft vegetierenden und den aus alten, mit verdickter Membran versehenen Zellen austretenden Ästen. Im ersteren Falle ist der Ursprung, der Regel entsprechend, terminal seitlich; der Ast drängt aber oft so rasch nach oben, daß er die Stammfortsetzung mehr oder weniger aus der Richtung bringt (Evectio dislocans nob.[1]), wodurch die Verzweigung an solchen Stellen dann einen etwas sparrigen Charakter annehmen kann.

Im Gegensatze hierzu entspringen an obsoleten Fadenstücken die Äste meist nicht rein seitlich, sondern von vornherein aus dem Winkel, welchen die Seitenwand der Mutterzelle mit ihrer obern Wand bildet. Dieses Verhältnis, welches Kützing[2]) an seiner *Cl. patens β. prolifera* darstellt, habe ich außerdem nur an Dauerzellen von *Cl. fracta* gesehen, welche wieder austrieben, bevor sie ihre Entwicklung vollendet hatten.

Zu *Cl. heterorema* (Ag.) Kützing emend. Hauck s. nom. *Cl. fracta f. marina* gehören nach Angabe des letztgenannten Autors noch *Cl. flavescens* Harvey, *Conferva vadorum* Aresch., *Conferva patens* Ag., *Cl. brasiliana* Martens und als fraglich: *Cl. flaccida* Kützing und *Cl. patens* Kützing. Bezüglich der letztgenannten Spezies halte ich die Zugehörigkeit für zweifellos, und es vermehrt sich die Zahl der Synonyma dann noch um folgende: *Conferva expansa* Ag., *Conferva aspera* Ag., *C. aspera* Kützing, *Converfa nigricans* Jürgens und *Achnanthe ventricosa onusta* Ag. Ferner gehört hierher *Cl. crucigera* Grunow. Die größere Länge der Stammzellen, durch welche sich letztere Art unterscheiden soll, ist systematisch ohne Bedeutung, da gerade bei *Cl. heteronema* die Zelllänge besonders variabel ist. Als Fundorte der Art gibt Hauck das adriatische Meer sowie brackische Örtlichkeiten der Nord- und Ostsee an. Grunow fand seine Alge bei der Insel Guadeloupe, Martens in Brasilien, und ich selbst habe *Cl. heteronema* unter Brackwasseralgen gefunden, welche Prof. Hansgirg im Mareotissee bei Alexandria gesammelt hatte[3]).

Unsere forma *sandwicensis* unterscheidet sich, wie oben angedeutet, nur durch das außerdem noch nicht konstatierte gelegentliche Vorkommen von Cirroiden.

---

[1]) Vergl. Brand, *Clad.*-Studien. p. 182 (13 d. Sep.) und Taf. 3, Fig. 24. Die Abbildung stellt im untern Teile den höchsten Grad dieser Veränderung dar, während für unsern Fall nur die obersten 3 Zellen in Frage kommen.

[2]) Kützing, Tabul. phycol. III. 98.

[3]) Die Mitteilung dieses Materiales verdanke ich der Gefälligkeit des Herrn Prof. Schmidle.

**3. *Cladophora conglomerata* Kützing[1]) var. *pusilla* n. var.**
Taf. V Fig. 6—9.

Differt a specie exiguitate thalli 1 cm. non superante; cellulis mediis saepius subclavatis, superioribus acutiusculis, ad 10 diam. longis.

Hab. ad ins. Hawaii, rupibus marinis insidens.

Diese Alge ist einer sehr kleinen Form der hydrophilen *Cl. glomerata* nicht unähnlich; unter anderem auch dadurch, daß in den Basalteilen der Hauptfäden der Zellinhalt schließlich verarmt und die Septa schwinden.

Die Dicke der Fäden stimmt mit den von Kützing gezeichneten Verhältnissen überein, die Terminalzellen scheinen aber konstant länger zu sein. Es fanden sich auch junge, noch unentwickelte Exemplare, welche im ganzen sowie in ihren einzelnen Teilen kleiner waren, als oben angegeben ist.

Die Zoosporangien bilden sich vorwiegend aus der Terminalverzweigung und weichen durch größeren Querdurchmesser und etwas aufgeblasene Form von den sterilen Zellen ab. Die Zoosporen sind birnförmig oder fast kugelig und messen (im Sporangium) ca. 8 $\mu$ in der Breite und bis 13 $\mu$ im längsten Durchmesser. Die Keimlinge sind im keulenförmigen obern Teile ca. 6,5 $\mu$ dick und laufen nach unten allmählich in ein Rhizoid aus.

Hauck[2]) hat Kützings *Cl. conglomerata* in *Cl. glomerata* (L.) Kützing *f. marina* umgetauft und dadurch dieselbe Konfusion von Süßwasser- und Meeresformen eingeleitet, welche ich schon bei der vorigen Art beanstanden mußte. Auch hier war dies Verfahren schon aus einem formellen Grunde nicht zulässig, weil bereits eine *Cl. glomerata forma marina* (Kützing[3]) existierte.

Nach Hauck (l. c.) ist nicht nur *Cl. conglomerata* Kützing sondern auch *Cl. Suhriana* Kützing mit seiner *Cl. glomerata f. marina* indentisch. Als Fundorte gibt der genannte Autor brackische Örtlichkeiten der Nordsee, Ostsee und das Adriatischen Meeres an: Kützing nennt nur die Küste Schleswigs, ohne die Qualität des Wassers zu bezeichnen.

Unsere Varietät stammt aus derselben Gegend, wie *Cl. inserta* Dickie[4]) und erinnert an letztere; ihre Terminalzellen sind jedoch länger, und ohne Belegexemplare, welche mir nicht zu Gebote standen, läßt die mangelhafte Diagnose Dickies keinen sichern Schluß zu.

**4. *Cladophora mauritiana* Kützing[5]) var. *ungulata* n. var.**
Taf. V Fig. 10 und 11.

Differt a specie ramellis terminalibus subito ad 40 (raro 30) $\mu$ attenuatis.

---

[1]) Kützing, Tabul. phycol. III. p. 26 und Taf. 92.
[2]) Hauck, Meeresalgen. p. 459.
[3]) Kützing, Phycol. german. p. 213. In den Spec. Algar. und den Tab. phyc. ist diese Art jedoch nicht wiederzufinden.
[4]) Dickie, Journ. Linn. Soc. 15. p. 454.
[5]) Kützing, Spec. Alg. p. 399 und Tab. phyc. IV. 12.

Hab. ad litora arenosa ins. Hawaii.

Bei dieser Varietät nehmen die sichelförmigen Terminaläste so rasch an Dicke ab, daß oft innerhalb einer Reihenfolge von 3 bis 4 aufeinanderfolgenden Gliedern der Faden sich auf die Hälfte verdünnt. Dadurch entsteht ein krallenförmiges Aussehen des ganzen Astes, wenn auch die Endzelle selbst meist nicht merklich zugespitzt ist. An jungen adventiven Ästchen ist aber öfters auch diese Zelle nach der Spitze zu verdünnt und dann ist die Krallenform am deutlichsten ausgeprägt (Fig. 11.)

An der Normal-Art ist nach Kützings Abbildung und nach einem aus dem Herbar von Martens in das K. Botan. Museum zu Berlin gelangten Exemplare zu schließen, eine so entschiedene apikale Verdünnung der Endäste nicht vorhanden.

Als Fundort der Art gibt Kützing nur die Insel Mauritius an, das Berliner Exemplar hat Lenormand in der Sundastraße gesammelt.

### 5. *Cladophora elegans* Möbius[1]) forma major. n. f.

Differt a specie altitudine ad 2 cm; filis principalibus ad 170 μ crassis; ramulis rhizoidalibus basalibus magis evolutis.

Hab. ad litora arenosa ins. Hawaii.

Diese Form kann eine fast doppelt so große Höhe und auch eine erheblich größere Stärke in ihren Hauptfäden erreichen, als die Alge von Möbius, stimmt aber in der Organisation mit letzterer überein.

Die von dem genannten Autor untersuchten Algen bildeten freischwimmende, aus dicht durcheinander geschlungenen Fäden gebildete Massen und wurden deshalb zur Sektion *Aegagropila* im Sinne Kützings gerechnet.

Von welcher Form die Bestände unserer Alge sind und speziell, ob sie polster- oder ballenförmige Massen darstellen können, war aus der kleinen Probe, die mir zur Verfügung stand, nicht zu ersehen. Ich lege auf diese Frage auch keinen besonderen Wert, weil Kützings marine *Aegagropilen* keine einheitlich organisierte Gruppe darstellen, sondern aus sehr differenten Algen bestehen. Die Ballenform scheint bei den Meeresalgen oft zufällig zu entstehen und auch an losgerissenen Exemplaren von typisch festsitzenden *Cladophora-*, *Spongocladia-* und *Siphonocladus-*Arten auftreten zu können, und zwar nicht nur in der Weise, daß sich die Fäden einfach zusammenballen, sondern auch mit nachfolgender dem jeweiligen Lagewechsel entsprechender weiterer vegetativer Entwicklung.

In der Terminalverzweigung meines Materiales fanden sich viele fertile Zellen, welche sich von den sterilen durch eine erheblich stärkere Krümmung unterschieden. Möglicherweise ist das aber nicht Eigentümlichkeit der Form, sondern der Art.

Die lediglich quantitativen Unterschiede, durch welche beide voneinander abweichen, scheinen mir nicht einmal zur Auf-

[1]) Möbius, M., Ber. D. Bot. Ges. 1893. p. 128 u. Taf. 8. Fig. 3 a b.

stellung einer Varietät zu genügen, da es sich vielleicht nur um besser ernährte Exemplare handelt.

*Clad. elegans* Möbius ist bisher nur von Semarang an der Küste Javas bekannt.

### 6. *Cladophora (Aegagropila) subtilis* Kützing[1]) var. *oahuana* n. var. Taf. V Fig. 12.

Differt a specie altitudine 6 millim. non superante; filis principalibus ad 70 (raro 85) μ crassis, terminalibus ad 15 μ attenuatis: ramis rarius oppositis: cellulis ramorum principalium superne subincrassatis.

Hab. ad ins. Oahu archipelagi Sandwicensis.

Kützing macht über die Größe seiner Alge und über die Dicke ihrer Fäden keine Angabe. Auch im übrigen ist seine Diagnose so mangelhaft, daß für die Bestimmung unserer Alge hauptsächlich die Abbildung der Tabul. phycol. maßgebend sein mußte.

Kützings Alge scheint von größerem Wuchse zu sein, als die unserige, weil dieser Autor außergewöhnliche Kleinheit seiner Arten hervorzuheben pflegt. Ihre Hauptfäden sind nach dem Ausmaße der Figur ungefähr ebenso dick, und die Endäste sind ebenfalls in einem für marine Arten außergewöhnlichen Grade verdünnt.

Die von Kützing dargestellten, dem Mutterfaden gegenüber unvermittelt schlank erscheinenden Ästchen sind offenbar durch Prolifikation entstanden: dasselbe Verhältnis fand sich auch an unserer Varietät.

Über die Haftorgane seiner Alge macht Kützing, wie gewöhnlich, keine Angabe. Bei unserer Form fand ich dieselben sehr reich und mannigfaltig entwickelt, jedoch trugen sie alle einen sekundären Charakter und entsprangen immer seitlich aus dem untern Ende von Stamm oder Astzellen. Es fanden sich sowohl Rhizoide, welche öfters als Vermehrungsorgane dienten und teils korallenförmig, teils fast helikoidähnlich endigten als auch Cirroide, so daß diese Alge bezüglich der Anheftungsverhältnisse sich den hydrophilen *Aegagropilen* nähert.

*Aegagr. subtilis* Kützing lebt im Adriatischen Meere bei Triest.

### 7. *Cladophora (Aegagropila) socialis* Kützing[2]) var. *hawaiiana*. n. var. Taf. V Fig. 13—17.

Cl. coacta, libere natans vel ramulis helicoideis, rarius rhizoideis, speciminibus vicinis vel corporibus alienis affixa; filis flaccidis, principalibus ad 70 μ crassis, sparse ramosis; ramis singulis vulgo dichotomias formantibus, rarius binis oppositis; ramulis ad 36 μ attenuatis: cellulis longis vel praelongis, cylin-

[1]) Kützing, Tabul. phycol. IV. p. 15 u. Taf. 72. In den Spec. Algar. ist diese Art noch nicht enthalten.

[2]) Kützing, Spec. Algar. p. 416 u. Tabul. phycol. IV. 71.

dricis, vulgo leviter flexuosis, nonnisi in filis principalibus superne subincrassatis, ad septa vix constrictis, membrana subcrassa donatis; zoosporangiis terminalibus, brevioribus.

Hab. in aestuariis ins. Hawaii.

Diese Alge bildet, soviel aus dem mir vorliegenden einen Exemplare zu ersehen ist, lockere, typisch freischwimmende Watten, welche nur gelegentlich durch kurze korallenartig verzweigte adventive Rhizoide an die Unterlage fixiert sind. Dagegen sind ihre einzelnen Fäden so vielfach durch helicoidähnliche Haftorgane untereinander verbunden, daß sie sich nur in Stücken herauspräparieren lassen und ihre volle Länge nicht zu bestimmen ist.

Die schlaffen Äste entspringen in normaler Weise und bilden rasch Scheindichotomien. Zwischen der Dicke der Stämme und jener der aus ihnen entspringenden Äste besteht kein schroffer Unterschied, und die dicksten Hauptfäden, welche vorkommen, sind nur knapp doppelt so dick, als die dünnsten Endzweige. Nebst Dichotomien kommen auch vereinzelt Trichotomien zur Beobachtung.

Die ungefähr 8 bis 20 Quermesser langen Zellen stellen Zylinder dar, welche oft in der Längsachse etwas verbogen und nur an den ältesten Zellen nach oben etwas erweitert sind. Ihre Membran besitzt eine mittlere Dicke, insofern sie an den jüngsten Zellen ziemlich dünn, an den ältesten aber ziemlich dick ist. Der Inhalt zeigt ein fein netzförmiges Chlorophor mit zahlreichen kleinen Pyrenoiden.

Die Zoosporangien bilden sich in der Terminalverzweigung, sind den vegetativen Zellen ähnlich, aber etwas kürzer.

Charakteristisch für diese Alge und konstant sind die oben erwähnten helikoidähnlichen Haftorgane, welche die Fadenaggregate zusammenhalten. Dieselben kommen an allen Teilen der Verzweigung, sowohl an den Hauptfäden, als auch gelegentlich an Ästchen höherer Ordnung vor und sitzen an der Spitze von kurzen oder mäßig langen rhizoidartigen Ästen, welche seitlich aus dem untern Ende beliebiger Zellen entspringen.

Die Spitze dieser Äste teilt sich, ebenso wie das bei den Helikoiden von *Pithophora* der Fall ist, in eine gewisse Anzahl von Zweigen, welche, wie dort, entschieden chlorophyllhaltig und nicht durch Septa abgegliedert sind. Von den *Pithophora*-Helikoiden unterscheiden sich diese Organe aber dadurch, daß ihre Endäste im Jugendzustande eine flach lappige Form haben und erst in reiferem Alter, und wenn sie andere Fäden erfaßt haben, sich mehr oder weniger fingerförmig ausgestalten. Sodann habe ich die Äste, welche diese Organe tragen niemals — wie bei *Pithophora* — aus dem oberen, sondern immer nur aus dem untern Ende ihrer Mutterzelle austreten sehen (Fig. 13 u. 14, *h h h*).

Mit den Verstärkungsrhizinen der Sektion *Spongomorpha* stimmen unsere Helikoide deshalb nicht überein, weil sie im allgemeinen erheblich kürzer sind und nicht schräg nach der Unterlage zu absteigen, sondern mehr seitlich abstehen, ähnlich den

Rhizoiden von *Rhizoclonium*. Solche — in diesem Falle ganz kurze — Haftorgane entstehen auch aus den Bruchenden abgetrennter Äste und können dieselben dann mit benachbarten Fäden so innig verbinden, daß sie unter schwachen Objektiven mit diesen Fäden in organischem Zusammenhange zu stehen scheinen.

Von Kützings *Aegagr. socialis* unterscheidet sich unsere Alge nicht unerheblich, und wenn ich auch die Annahme einer Varietät für zulässig hielt, so schien es mir doch zweckmäßig, eine vollständige Diagnose zu geben.

Die Art ist nur von der Insel Tahiti bekannt. Das später zu erwähnende, bei Tongatabu gesammelte Exemplar aus dem Herbare von Martens gehört nicht hierher.

**8. *Cladophora (Aegagropila) senta* n. sp.** Taf. V. Fig. 18—20.

Cl. ad 2 mill. alta, ramulis rhizoideis basalibus destituta; filis fragilibus, ad 80 (raro 100) μ crassis, ramosissimis, vegetatione terminali nec non inversa donatis; ramis vulgo lateralibus (vix dichotomias formantibus) vel binis (oppositis) nec non ternis et quaternis (verticillatis), terminalibus ad 30 μ attenuatis; cellulis brevibus, inferioribus cylindricis vel subclavatis, mediis ad septa paululum constrictis, terminalibus ovoideis vel obtuse acuminatis, omnibus membrana crassa et contentu denso praeditis.

Hab. ad. ins. Tongatabu, cum Boodlea composita (H. et. H.) nob. implexa.

Diese Alge hat sich in einem aus dem Herbare Martens stammenden Exsikkate des K. botan. Museums zu Berlin gefunden, welches von M. Vieillard gesammelt wurde und als *Clad. socialis* Kützing signiert ist. Dasselbe besteht aber nicht aus dieser Art[1]), sondern zum größten Teile aus *Boodlea composita* (Harv. et Hook.) nob., mit welcher kleine Flocken unserer Alge verhängt sind. Letztere unterscheidet sich von ersterer schon makroskopisch durch dunklere Färbung und ist im übrigen durch ihre Kleinheit, ihren reich und gedrängt verzweigten sparrigen Wuchs und ihre kurzen, oft mehr oder weniger aufgeblasenen und bisweilen mit einer aufgesetzten Spitze versehenen Zellen sehr charakteristisch.

Die ältesten Zellen von *Cl. senta* sind meist ca. 80 μ dick, an Spitzenzellen beträgt der Quermesser oft nur 30 μ, und zwar in ihrer Mitte. Öfters ist dann die obere Hälfte dieser Zellen in konischer oder stumpf dornartiger Form noch weiter verdünnt.

Unzweifelhafte Haftorgane waren nicht aufzufinden, und an solchen Hauptfäden, deren unterste Zellen abgestorben oder abgebrochen waren, trieb die nunmehrige Basalzelle nicht etwa Rhizoide, sondern kräftige vegetative Sprosse in invertierter Richtung aus (vergl. Fig. 18 u. 19). Unsere Alge verhält sich in dieser Beziehung, wie *Cl. (Aegagr.) cornuta* nob. und stellt über-

[1]) Daß diese Bestimmung nicht richtig sei, hatte bereits Herr Professor Hieronymus auf der Etikette bemerkt.

haupt in mehrfacher Hinsicht ein marines Gegenstück zu dieser kleinen Süßwasser-*Agagropila* dar.

Die mir vorliegenden Exemplare sind leicht inkrustiert; ich habe diesen Umstand in der Diagnose nicht erwähnt, weil ich ihn nach den an andern Arten gemachten Erfahrungen für akzidentell halte.

### 9. *Cladophora (Aegagropila) Montagnei* Kützing[1]) var. *waianaeana* n. var. Taf. V. Fig. 21—22.

Cl. laxe coacta, ramulis rhizoideis basalibus destituta; filis rigidis, siccatis e fusco flavescentibus, ad 400 (raro 450) μ crassis, vulgo non ultra secundum ordinem ramificatis; ramis singulis, cum trunco prope aequicrassis, lateraliter egredientibus et saepe secundis, vix dichotomias formantibus, persaepe apice radicantibus; septis basalibus ramorum vulgo paululum in cellulam matricalem revectis; cellulis sublongis, cylindricis, ad septa non constrictis, membrana crassa donatis.

Hab. ad Waianae ins. Oahu, rupibus marinis affixa.

Die Benennung dieser Alge muß ich als provisorisch bezeichnen. Es stand mir nur ein kleines getrocknetes Exemplar zur Verfügung, so daß die Beschaffenheit des Zellinhaltes nicht festzustellen war. Auch von der vermutlichen Hauptform und der jedenfalls zugehörigen *Aegagr. fuliginosa* Kützing ist der Zellbau noch nicht beschrieben, und ich muß mich deshalb bezüglich der Zurechnung dieser Algen zur Gattung *Cladophora* auf Kützing berufen.

Über die etwaigen Haftorgane der vorerwähnten Algen ist mir keine Angabe bekannt geworden, und auch an einem als *Cl. Montagnei* und einem als *Blodgettia confervoides*[2]) bezeichneten Exsikkate aus dem Berliner Museum konnte ich diese Frage nicht zur Entscheidung bringen, da dies ohne erhebliche Beschädigung der Exemplare nicht möglich war.

Unsere Alge besitzt keine basalen Haftorgane, sondern es fand sich nur ein vereinzeltes dünnes kurzes seitliches Rhizoid. Die eigentliche, wirksame Befestigung der Aggregate wird durch eine ursprünglich haftscheibenähnlich ausgebreitete rhizoidale Umgestaltung der Fadenspitzen erzielt. Die Spitzenzelle verlängert sich und teilt sich am obern Ende in einige wenige kurze und dicke Äste, von welchen sich dann jeder plötzlich reich dentritisch zerteilt (vergl. Fig. 23). Das Lumen der Äste steht anfangs mit jenem der Endzelle in freier Kommunikation und gliedert sich erst später durch Scheidewände ab.

[1]) Kützing, Spec. Algar. p. 415 (Tab. phyc. IV. 65, sub nomine *Aeg. Montagneana*), non *Cl. Montagneana* Kützing, Bot. Zeitg. 1847. p. 166 et Spec. Algar. p. 408. Letztere Alge ist hydrophil und soll mit *Conferva brachyclados* Montg. identisch sein.

[2]) Unter diesem von manchen Autoren als unsicher verworfenen Namen ist nach Collins (Proceedings of Amer. Acad. Arts and Scienc. Vol 37. 1901. p. 243). Kützings *Aegag. fuliginosa* in Jamaika bekannt.

Diese Rhizoide scheinen sich nur an die Unterlage anzuheften; gegenseitige Verbindung der Fäden habe ich nur in der Weise zustande kommen sehen, daß sich mehrere Fadenspitzen direkt nebeneinander an einen Fremdkörper ansetzten, und sich so mittelst ihrer Rhizoide gegenseitig verhängten (Fig. 22). Im übrigen entstehen Polster usw. nur dadurch, daß benachbarte Individuen durcheinander wachsen und sich so verflechten.

## 10. *Cladophora (Spongomorpha?) Tildenii* n. sp.
Taf. VI. Fig. 24—27.

Cl. ad 2,5 cm. alta, ramosa; ramulis rhizoidalibus et primariis basalibus et secundariis ad truncum adpressis descendentibus affixa; filis primariis ad 120 (raro 140) μ crassis; ramis singulis (principalibus sub angulo acuto egredientibus et interdum dichotomias formantibus, caeteris plus-minus lateralibus), vel binis (oppositis) nec non ternis et raro quaternis (flabellatis), pinnatim ramellosis; ramellis ad 45 (raro 40) μ attenuatis, hinc inde organorum dermoideorum ope cum filis vicinis conjunctis; ramulis rhizoidalibus secundariis e ramorum inferiorum basi descendentibus; cellulis inferioribus longis vel praelongis, vulgo claviformibus, mediis cylindricis vel leviter inflatis, superioribus brevioribus ad septa vix constrictis, terminalibus subconicis, omnibus membrana subcrassa praeditis; sporangiis a cellulis vegetativis vix diversis.

Hab. ad litora arenosa ins. sandwicens.

An dieser Art finden sich Verhältnisse welche nach verschiedenen Richtungen bemerkenswert sind. Erstens ist die fächerförmige Stellung ihrer Hauptäste bemerkenswert. Für diese Anordnung existiert unter allen bekannten *Cladophora*-Arten nur noch ein ähnliches, aber nicht ganz übereinstimmendes Beispiel, nämlich *Acrosiphonia flabelliformis* Jönsson[1]. Bei unserer

[1]) Anmerk.: Jönsson, Botanisk Tidskr. 25. 1903. p. 371. Diese Alge sollte richtiger *Cladophora (Spongomorpha) flabellif.* heißen. Dem von Kjellman wieder hervorgesuchten Agardhschen Gattungsnamen *Acrosiphonia* steht zunächst die Priorität von *Spongomorpha* entgegen. Gerade die charakteristischsten der von Kjellman zu ersterer Gattung gerechneten Formen entsprechen den typischen *Spongomorphen* Kützings. Wenn man also durchaus diese Gruppe zu einer Gattung erheben wollte, so müßte diese Gattung letzteren Namen tragen. Ob sich ein solches Vorgehen aber überhaupt empfiehlt, ist eine andere Frage. Mir scheint, daß neue Gattungen, welche ohne zwingende Gründe aufgestellt werden, ebensowenig zur Bereicherung der Wissenschaft beitragen, wie überflüssige Arten. Durch allzuviele Genera wird die Übersichtlichkeit der Formen beeinträchtigt und besonders für jene Botaniker, welche sich nicht speziell dem Studium der Algen widmen, der Einblick in dieses Gebiet erschwert.

Weniger eingreifende Verschiedenheiten, welche gewisse Angehörige einer Gattung von den übrigen unterscheiden, können ja in den vorwiegend die Spezialisten interessierenden Diagnosen von Sektionen und Subsektionen zur Geltung gebracht werden. Sollten demnach jene Merkmale, durch welche sich nach Kjellmans Meinung Agardhs *Acrosiphonia* von den andern *Spongomorphen* unterscheidet, sich als beständig erweisen, so wäre *Acrosiphonia* besser als Subsektion unter *Spongomorpha* einzureihen.

Art sind die Zweige erster Ordnung entweder dichotomisch oder fächerförmig gestellt, jene höherer Ordnung aber gefiedert; die obersten treiben zuerst oft einseitswendig nach der Stammseite zu aus, um schließlich auch in Fiederung überzugehen.

Zweitens entspringen die Verstärkungs-Rhizinen unserer Art nicht seitlich aus Stammzellen, wie bei den andern marinen Spongomorphen, sondern stellen eine basipetale Verlängerung von Hauptästen dar. Hiefür ist mir bei *Spongomorpha* ebenfalls nur ein Beispiel bekannt, nämlich die oben beschriebene hydrophile *Cl. longiarticulata* Nordstedt. Diese Rhizinen laufen dann dicht am Hauptstamme herab, was gleichfalls eine Besonderheit unserer Art darstellt.

Drittens endlich sind die Spitzenzellen der Terminalzweige hier und da durch (unverzweigte) Dermoide mit benachbarten Fäden verbunden, ganz ähnlich wie bei *Microdictyon*. Diese Scheinanastomosen sind jedoch nicht sehr häufig, und da sie auch beim Präparieren gerne abreißen, muß man oft lange suchen, um sich von ihrer Existenz überzeugen zu können.

Die systematische Stellung von *Cl. Tildenii* ist eine höchst eigentümliche. Während sie durch ihre Verzweigung, den Bau und Inhalt ihrer Zellen und Sporangien sich als *Cladophora* kennzeichnet und ihr Protoplasma auch für Metylgrünessig sehr empfänglich ist, trägt sie anderseits einige morphologische Charaktere anderer Gruppen „in nuce“ an sich. So stellt sie wegen der durch Fächerstellung und Fiederung dokumentierten Neigung zu flächenförmigem Wachstume gleichsam eine Vorstufe von *Anadyomene* dar. An diese Gattung erinnern auch ihre Hauptstämme bei einer Vergleichung mit Agardhs[1]) Abbildung von *Anadyomene stellata*, wegen des Ursprunges und Verlaufes der Verstärkungsrhizinen. Das Vorkommen von Scheinanastomosen durch glattrandige Dermoide erinnert anderseits an *Microdictyon*.

Keines dieser Momente ist jedoch so ausgeprägt, daß es unsere Alge, deren Zellbau mit jenem von *Cladophora* übereinstimmt, von dieser Gattung trennen könnte. Innerhalb dieser Gattung gehört sie dem Wortlaute der Kützingschen Sektions-Diagnose nach zu *Spongomorpha*. Da jedoch, wie oben angedeutet, ihre adventiven Rhizinen sich in außergewöhnlicher Weise verhalten, habe ich sie nur mit Vorbehalt hierher gestellt.

### 11. *Boodlea composita* (Harvey et Hooker fil). nov. nom.

(*Clad. composita* H. et H.[2]) *Aegagropila composita* Kützing[3])
Taf. VI Fig. 28—35.

Die Gattung *Boodlea* ist bekanntlich von Murray und De Toni[4]) auf Grund der Auffindung von Scheinanastomosen erzeugenden Fibeln

[1]) Agardh, J. G., Till Algernes Systematik. (Acta univers. Lund. 23. 1886—1887. Taf. I Fig. 8.)

[2]) Harvey et Hooker fil. Journ. Bot. I. p. 157.

[3]) Kützing, Spec. Algar. p. 415, Tab. phyc. IV. 67.

[4]) Murray, G., Journ. Linn. Soc. 25. 1890. p. 423 u. f.

(vergl. unsern Abschnitt über Anheftung), aufgestellt worden. Diese Organe fanden sich an einer vorher unter dem Namen *Cladophora coacta* Dickie[1]) bekannten Alge, welche bis jetzt den einzigen Repräsentanten der neuen Gattung darstellte.

*Boodlea* unterscheidet sich nach der Diagnose von *Cladophora* nur durch die Existenz dieser Haftorgane: von der Gattung *Struvea*, welche dieselben Fibeln besitzt, aber dadurch, daß ihre Verzweigung samt den Scheinanastomosen nicht, wie bei *Struvea*, in einer und derselben Ebene liegt, sondern nach allen Richtungen des Raumes wachsen kann, und daß sie keinen stielartigen Basalteil besitzt.

Über Zellbau und Fortpflanzung von *Boodlea coacta* habe ich keine Angaben gefunden, und es scheint, daß diese Alge bisher nur in getrocknetem Zustande zur Untersuchung gekommen ist, so daß ich die Zugehörigkeit dieser und der nächstfolgenden Form zur Gattung *Boodlea* nur auf Grund der äußeren morphologischen Verhältnisse annehmen kann.

Die Beurteilung unserer Alge war anfangs mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, denn das mir zuerst vorliegende getrocknete Exemplar stellte den gewöhnlichen Methoden der Rekonstruierung hartnäckigen Widerstand entgegen. Auch nach längerem Aufweichen in destilliertem Wasser, nach Erwärmung und Behandlung mit Kalilauge sowie mit Milchsäure gelang es nicht, die ursprüngliche Zellform wieder herzustellen. Die dünne Zellhaut war durch scharfe Falten förmlich zerknittert, sodaß sogar die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Septa meist kaum zu beantworten war. Endlich versuchte ich die Wasser anziehende Kraft des Glycerins zur Entfaltung der Zellen auszunutzen. Eine Probe der Alge wurde nach der erwähnten Vorbehandlung mit Kali einige Zeit lang in reines Glycerin eingelegt und dann in destilliertes Wasser überführt.

Dadurch gelang es in der Tat, den größten Teil der verschrumpften Zellen in die natürliche Form zurückzuführen und einen Einblick in die Struktur der Alge zu gewinnen. Es zeigte sich, daß der Grund für das bei der Präparation so lästig empfundene Zerreißen der Fäden weniger in dem Aggregatzustande ihrer Membransubstanz begründet, als vielmehr durch Fibeln veranlaßt war, welche die Fäden der Alge an mehr oder weniger zahlreichen Punkten fest verlöteten und mit jenen von *Struvea* und *Boodlea* in allen wesentlichen Punkten übereinstimmten.

Diese Fibeln sitzen meist an normalen, öfters auch an rhizoidähnlich verdünnten Ästen, entweder terminal oder seitlich. Bei schwächerer Vergrößerung und ungenügender Vorbehandlung eines Exsikkates sind sie schwer zu erkennen, da sie bei der Präparation großenteils in der Weise zerreißen, daß das Dermoid wie ein fremder Organismus an der Ansatzstelle haften bleibt, während der am Mutterfaden zurückgebliebene zellige Teil der Fibel der Rest einer hier abgerissenen vegetativen Zelle zu sein scheint.

[1]) Dickie, Journ. Linn. Soc. Bot. 15. 1876. p. 451.

Bisweilen löst sich auch die ganze Fibel ab, und ist dann als solche wohl zu erkennen, aber immerhin schwerer aufzufinden. als eine Scheinanastomose. An der freigelegten Anheftungsstelle bleibt eine eigentümliche Skulptur zurück, welche aus einem radiär gestreiftem Ringe besteht, der einen gekörnten Innenraum einschließt, wie ich das auf Taf. VI Fig. 39 von *Boodlea kaenana* abgebildet habe.

Die Scheinanastomosen sind nicht überall in gleicher Häufigkeit vorhanden, sondern können sogar an einzelnen Abschnitten des Thallus vollständig fehlen. Kützing erwähnt sie gar nicht, obwohl sie an einem aus seinem eigenen Herbar stammenden Exemplare von *Aegagr. composita*, welches sich im Berliner Museum befindet, vorhanden sind. Die vorerwähnten Verhältnisse mögen erklären, wie der vielbeschäftigte Autor der Tabul. phycol. diese Organe übersehen konnte.

Typische basale Haftorgane konnte ich an meinem — allerdings beschränkten — Materiale nicht auffinden, dagegen sah ich nebst den Fibeln hier und da auch adventive rhizoidale oder helikoidähnliche Haftorgane.

Die Hauptfäden sind meistens — aber nicht ausnahmslos — merklich dicker, als ihre Äste und können einen Durchmesser von über 350 $\mu$ erreichen, also die von Kützing angegebene Maximaldicke überschreiten; anderseits kommen auch dünnere (bis 60 $\mu$) Endäste vor, als dieser Autor angibt.

Die Angabe: „filis basi dichotomis" kann ich nicht als allgemeingültig bestätigen: in der Regel herrscht an den älteren Fäden Wirtelstellung, an den jüngeren Fiederung vor. Im Innern der Aggregate ist die Verzweigung oft ganz unregelmäßig.

Die Zweigansätze sind ähnlich wie an der in den Tabul. phycol.[1]) abgebildeten Form von *Struvea delicatula* organisiert, indem die opponierten Äste mit der Hälfte ihres basalen Querschnittes an der nächst oberen Stammzelle ansitzen. Eine weitere — von Kützing nicht erwähnte — Eigentümlichkeit der Ansätze besteht darin, daß die Scheidewände oft sehr verspätet auftreten.

Die Zellen sind von ungemein wechselnder Länge, von meist zylindrischer Form, bei großer Verlängerung etwas wellig verbogen und in der Endverzweigung bisweilen etwas aufgeblasen. Sie besitzen eine sehr dünne, nicht deutlich geschichtete Membran und schließen eine sehr große Vakuole mit dünner Protoplasmaschicht ein, wie ich an einem in Formal konservierten Exemplare konstatieren konnte. Das engmaschig netzförmige Chlorophor ist zarter, als man solches bei *Clad.*-Arten zu finden pflegt, und enthält zahlreiche Pyrenoide. Die in großer Anzahl vorhandenen Kerne haben ungefähr 7 $\mu$ Durchmesser.

Methylgrünessig färbt das Protoplasma weniger gut, als das bei *Cladophora* in der Regel der Fall ist, bläut aber die Zellhaut.

[1]) Kützing, Tab. phyc. XVI. 2.

Durch den jeweiligen Wechsel in der relativen Länge der Zellen, wird auch der ganze Habitus der Pflanze verändert, und wechselt — bisweilen an verschiedenen Teilen derselben Pflanze — in erstaunlichem Maße. Bald zeigt sich ein gedrungenes Wachstum mit kurzen und in der Terminalverzweigung etwas aufgeblasenen Zellen, bald ein gestreckter, lockerer Wuchs mit längeren, an den Stämmen sehr langen Zellen. Auch Terminalzellen können extrem (bis gegen 30 Quermesser) lang werden und sind dann oft an der Spitze etwas keulig verdickt. Meistens sind aber die Stammzellen länger, als jene ihrer Äste.

Formen, bei welchen ersteres Verhältnis vorherrscht, könnte man als forma contracta bezeichnen, solche letzterer Art aber als forma elongata; man wird jedoch oft in Zweifel sein, zu welcher Form man das Exemplar rechnen soll.

Bezüglich der Verwandtschaft unserer Alge könnte das zeitweilige Fehlen der basalen Zweigsepta an die Gattung *Siphonocladus* erinnern; dasselbe ist jedoch nicht konstant und andauernd genug, um ernstlich in Betracht zu kommen.

Anderseits tritt an einzelnen der von Murray und Boodle abgebildeten Thallusstücke von *Struvea delicatula* insbesondere an jenem der var. *caracasana*[1]) eine frappante Ähnlichkeit mit gewissen Formen unserer Alge zutage, und man vermißt da nur die bei ersterer bekannte, bei letzterer aber noch nicht nachgewiesene Stielzelle, weil auch bei *Struvea delicatula* die Verzweigung nicht immer genau in einer Ebene zu liegen scheint. Wenn nicht, worüber bis jetzt noch nichts bekannt ist, etwa der Zellinhalt dieser Alge nennenswert differieren sollte, so würde *Struvea delicatula* jedenfalls eine Übergangsform zwischen den Gattungen *Struvea* und *Boodlea* darstellen.

*Boodlea composita* (H. et H.) nob. ist zuerst bei den Sandwichsinseln entdeckt worden, unsere Exemplare stammen teils von Waianae auf Oahu desselben Archipels (f. *contracta* in Strandtümpeln) teils von einem andern benachbarten Orte (f. *elongata*). Auf einen weitern Standort im Gebiete des stillen Oceans weist das bei *Cl. senta* erwähnte Exemplar von Tongatabu hin. Sodann ist die Art aus Afrika, nämlich von den Maskarenen und von Mauritius, (Herbar Kützing) bekannt sowie nach Ausweis einiger aus dem Herbare Martens ins K. Bot. Museum zu Berlin gelangter Exemplare von *El Tor* im roten Meere.

### 12. ***Boodlea kaenana*** **n. sp.** Taf. VI Fig. 36—39.

B. spongiosa; ramis rhizoideis basalibus nondum visis; filis flaccidis vulgo 80 (ad 150) μ crassis, irregulariter ramosis; ramis singulis (vel lateralibus vel dichotomias formantibus) nec non binis (non semper oppositis) raro ternis, terminalibus ad 60 μ attenuatis; cellulis cylindricis, ad septa vix constrictis, longitudine maxime diversis, in filis principalibus interdum brevissimis,

[1]) Murray und Boodle l. c. Taf. 16 Fig. 7b.

caeteris vulgo longis vel longissimis, membrana tenuissima et contentu aquoso donatis.

Hab. ad Kaena point, Hawaii.

Auch an dieser Art konnte ich außer den Fibeln, welche auch hier an manchen Stellen wenig zahlreich sind, und einem vereinzelten adventiven helikoidähnlichen Gebilde keine weiteren Haftorgane entdecken. Da das mir vorliegende Exsikkat nebst dem einen *Aegagropila*ähnlichen Habitus hat, glaube ich annehmen zu dürfen, daß diese Alge typisch freischwimmend ist.

Inbezug auf den Membran-Bau der vegetativen Zellen und der Fibeln stimmt sie mit der vorigen Art überein, in ihrer Verzweigung unterscheidet sie sich aber durch noch größere Unregelmäßigkeit und insbesondere dadurch, daß wohl vereinzelte Oppositionen zu finden sind, aber keine ausgesprochene Fiederung vorkommt. Der Dickenunterschied zwischen Stamm und Ästen ist auch geringer, und die Fäden höherer Ordnung sind oft fast eben so dick, als ihre Mutterfäden.

Die Länge der Zellen hat einen noch größeren Spielraum, als bei B. *composita* und verhält sich auch in anderer Weise, indem hier nicht an den Spitzen, sondern gerade an den Stämmen die kürzesten Glieder — bis unter 2 Quermesser — gefunden werden, während die Terminalverzweigung meistens lange, oft schlauchähnliche Zellen bildet, so daß manche Thallusabschnitte um so mehr an *Spongocladia vaucheriiformis* erinnern, als Verspätung der Scheidewandbildung ziemlich häufig und ausgesprochen auftritt. Letztere Alge soll aber entschieden verdickte Membranen besitzen, während bei der unserigen das Gegenteil auf den ersten Blick ins Auge fällt.

Durch das Fehlen der basalen Zweigsepta erinnern manche Thallusabschnitte (z. B. Fig. 37) auch an *Siphonocladus*. An anderen Abschnitten sind diese Scheidewände aber wohl entwickelt (Fig. 36).

*B. kaenana* kommt, ebenso wie *B. composita*, nicht nur im Gebiete des stillen Oceans, sondern auch in Afrika vor, denn ich konnte einige Exemplare aus dem Herbare von Martens, welche von Dr. Krauß am Kap gesammelt worden und als *Aegagrop. compos.* Kützing signiert sind, mit unserer Alge identifizieren.

---

## Figurenerklärung.

Die Habitusbilder sind zur besseren Übersichtlichkeit der natürlichen Größenverhältnisse möglichst in derselben Vergrößerung ($^{30}/_{1}$) gezeichnet; nur jene der sehr kleinen *Clad. senta* sind stärker, jene der extrem großen *Clad. Montagnei* aber schwächer vergrößert.

### Tafel V. Süßwasseralgen.

**1. *Cladophora (Spongomorpha) longiarticulata* Nordstedt var. *valida*. n. var.**

Fig. 1. Unteres Stammstück mit drei Verstärkungsrhizinen (v, v, v) von welchen die eine der zwei oberen aus einer Zweigbasis, die beiden anderen aus Stammzellen entspringen. $^{30}/_{1}$.

***Pithophora macrospora*, n. sp.** Fig. 2—4.

Fig. 2. Basalstück einer Pflanze mit drei in normal apikaler Weise entspringenden Ästen. Von *i* ab wächst ein invertiertes Stammstück nach unten, welches einen fertilen Ast *(i a)* trägt und nach unten mit einem sporenähnlichen Gebilde *(i s)* abschließt. *s, s,* Sporen. 30/1.
Fig. 3. Stück eines verzweigten Astes mit einer terminalen und zwei interkalaren Sporen *(s. s. s)*. 30/1.
Fig. 4. Große Spore mit spieß-rautenförmigen Querschnitte. 30/1.

## Meeresalgen.

***Cladophora heteronema* (Ag.) Kützing f. *sandwicensis* n. f.**

Fig. 5. Zwei Endzweige, welche als Cirroide ausgebildet sind.

***Cladophora conglomerata* Kützing var. *pusilla* n. var.** Fig. 6—9.

Fig. 6. Basalstück mit Rhizoid. 30/1.
Fig. 7. Mittleres Stück eine reich verzweigten Exemplares. 30/1.
Fig. 8. Steriles Endstück. 30/1.
Fig. 9. Fertile Endäste. 30/1.

***Cladophora mauritiana* Kützing var. *ungulata*, n. var.** Fig. 10 u. 11.

Fig. 10. Terminalast. 30/1.
Fig. 11. Junger Adventivast. 30/1.

***Cladophora subtilis*, Kützing var. *oahuana* n. var.**

Fig. 12. Ast einer älteren Pflanze mit dünnen regenerierten Zweigen.

***Cladophora (Aegagropila) socialis* Kützing var. *sandwicensis*, n. var.** Fig. 13—17.

Fig. 13. Unteres Stück mit basal-seitlichem Rhizoide *(r)* und drei Helikoiden *(h, h, h)*. 20/1.
Fig. 14. Terminalstück. *h* Junges Helikoid. 30/1.
Fig. 15. Junges Helikoid stärker vergrößert. 120/1.
Fig. 16. Zwei Helikoide, von welchen eines das andere umklammert. 120/1.
Fig. 17. Zwei entleerte Zoosporangien. 120/1.

***Cladophora (Aegagropila) senta* n. sp.** Fig. 18—19.

Fig. 18. Basalstück, dessen unterste Zelle doppelte Polarität zeigt, indem sie sowohl aus ihrem oberen, wie aus ihrem unteren Ende einen seitlichen Sproß abgibt. Nebstdem scheint sie auch axil basipetal auszutreiben. 120/1.
Fig. 19. Unteres Stück einer anderen Pflanze dessen unterste, abgestorbene Zelle eine basipetale vegetative Durchwachsung zeigt. Die Zellen dieser Pflanze sind zumeist ellipsoidisch abgerundet. 120/1.
Fig. 20. Endzweig eines andern Exemplares mit vorwiegend zugespitzten Zellen. 120/1.

***Cladophora (Aegagropila) Montagnei* Kützing var. *waianaeana* n. var.** Fig. 21—23.

Fig. 21. Apikal wurzelnder (bei *r*) Terminalast. 10/1.
Fig. 22. Die Spitzen dreier solcher Äste durch ihre Rhizoide verbunden. 10/1.
Fig. 23. Junges Stadium der rhizoidalen Umbildung einer Spitzenzelle. 30/1.

## Tafel VI. Meeresalgen.

***Cladophora (Spongomorpha?) Tildenii* n. sp.** Fig. 23—25.

Fig. 24. Basalstück eines sehr kräftigen Exemplares mit zahlreichen Verstärkungsrhizinen *(v, v, v)*. 30/1.
Fig. 25. Endast mit einer Scheinanastomose *(d)*. 30/1.
Fig. 26. Endzelle welche das Dermoid *(d)* trägt, stärker vergrößert. Die protoplasmahaltigen Teile sind abgetönt. 120/1.
Fig. 27. Entleertes Zoosporangium. 90/1.









***Boodlea composita*** **(Harvey) nov. nom.** Fig. 28—34.

Fig. 28. Endäste der „*forma contracta*“ bei *f. f*, zwei Scheinanastomosen durch je eine Fibel. $^{30}/_{1}$.

Fig. 29. Endzweig eines andern, vorwiegend eingekrümmte Äste tragenden Exemplares. $^{30}/_{1}$.

Fig. 30. Endast einer „*forma elongata*“ Der lange unverzweigte Seitenzweig ist künstlich hinaufgeschlagen. Die unterste (nur zum Teile gezeichnete) Stammzelle ist fast so lang, wie der vorerwähnte Ast. Ebenso die weiter nach unten folgenden Stammzellen, welche auf der Tafel keinen Raum fanden. Zwei Endzellen tragen terminale Fibeln *(f, f)*. $^{30}/_{1}$.

Fig. 31. Stammstück, dessen einer Ast sowohl an seiner verdünnten Spitze eine Fibel *(f)* trägt als auch seitlich (bei *i f)* das erste Entwicklungsstadium einer solchen. $^{30}/_{1}$.

Fig. 32. Junge Fibel, deren Dermoid noch unverzweigt ist. $^{200}/_{1}$.

Fig. 33. Weiteres Entwicklungsstadium der vorigen. Die protoplasmahaltigen Teile sind abgetönt. $^{200}/_{1}$.

Fig. 34. Alte Fibel mit sehr reich verzweigtem Dermoide. Abtönung wie bei voriger Figur. *d* Dermoid. $^{200}/_{1}$.

Fig. 35. Zwei Zellen mit einer seitlich ansitzenden Fibel: letztere von unten gesehen. $^{100}/_{1}$.

***Boodlea kaenana*** **n. sp.** Fig. 36—39.

Fig. 36. Regelmäßig verzweigter Thallusabschnitt, an welchem die Äste durch basale Scheidewände abgegliedert sind. $^{30}/_{1}$.

Fig. 37. Kurzzelliges Fadenstück, an dessen Ästen die Basalsepta noch fehlen. Zwei Äste tragen terminale Fibeln *(f, f)*. Bei *b. b* vernarbte Bruchenden. $^{30}/_{1}$.

Fig. 38. Langzellige Endäste, an welchen zwei fremde Äste durch Fibeln *(f, f)* sich angeheftet haben. Der eine dieser Äste ist sowohl durch eine terminale als auch durch eine seitliche Fibel befestigt. $^{30}/_{1}$.

Fig. 39. Skulptur, welche eine abgelöste Fibel auf der von ihr behafteten Zelle zurückgelassen hat. $^{150}/_{1}$. (halbschematisch.)

# Studies on *Cyanophyceae.*

By

**F. E. Fritsch,** B. Sc., Ph. D., F. L. S.
University College, London.

## II. Structure of the investment and spore-development in some *Cyanophyceae.*

(With Plate VII.)

### 1. General remarks.

In the course of the examination of stained filaments of the *Anabaena*, which formed the subject of the first paper of this series (Fritsch 04), my attention was attracted by the curious structure, presented by the immediate cellular investment. The detailed structure seemed to indicate, that the cells of a filament of *Anabaena* retain their individuality to a greater extent, than appears at first, and although this structure is most emphasized in filaments, which are proceeding to form spores, it occurs also in the purely vegetative stage. A number of further genera of *Cyanophyceae* were examined and the interpretation of the features there observed in the light of those, discovered in *Anabaena*, leads to some interesting comparisons; a large number of genera still remain univestigated, but I have purposely omitted the more elaborate heterocystous forms for the present.

The immediate investment of the *Cyanophyceous* cell has received little attention and those, who have examined it, came to very varying results. Like the cell-contents the cellular envelope of the blue-green Algae differs very markedly from the same structure in other Algae. In the first place (and this applies to *Anabaena* amongst others) it is often extremely difficult to recognise in the unstained vegetative condition. This led some observers such as Kützing (43, p. 48 and 180) and Borzi (86, p. 82) to consider, that the protoplast was merely bounded by a plasmic membrane in most cases; thus within the mucilaginous investment of a *Nostoc* Borzi distinguishes a further envelope ('parete'), but this is regarded as being merely a peripheral portion of the protoplasm ('tutto inseparabile dal

corpo protoplasmatico"), and the same conclusion is arrived at in the case of *Oscillaria*. Much the same view is held by Bornet and Flahault in their „Revision des *Nostocacées* hetérocystées" (86), where the protoplasm of the cell is considered to be in direct contact with the sheath. Much the most important contribution on the subject is Gomont's „Recherches sur les enveloppes cellulaires des *Nostocacées* filamenteuses", based on the examination of 11 genera. Whilst a large part of the paper is concerned with the sheath, the conclusions arrived at with regard to the immediate envelope of the cell are summarised by Gomont as follows: „La membrane propre de la cellule est toujours mince, étroitement appliquée contre le plasma, mais elle peut être cependant mise en évidence par la dissolution et la contraction de celui-ci; elle est insoluble dans les acides et ne se colore jamais en bleu par les réactifs iodés". Gomont thus considers that a definite membrane is present in all cases and this view is also adopted by Kirchner (98, p. 46). I refrain from citing further literature, as Gomont has done so fully up to the time of his publication.

On the grounds of my investigations I have come to the conclusion, that each protoplast in the *Cyanophyceae* is provided with two investments of its own in the mature condition independently of the external mucilaginous sheath: the inner of these investments forms an actual membrane right round the protoplast, whereas the outer takes the form of a small cylindrical sheath enveloping the cell. These will be described more fully in the course of the detailed consideration of the genera and I wish at this point only to make a few remarks on the nature of the inner investment, which corresponds to the cell-membrane of the two observers just mentioned. I have already mentioned above that it is difficult to distinguish the immediate envelope of the *Cyanophyceous* cell in many cases: this however only applies to the lateral portion of this envelope, for adjacent cells are separated from one another in *Anabaena* (or *Nostoc*) by a well-marked colourless patch, representing the transverse septum, but the limits of this latter with reference to the protoplast are mostly difficult to define. Gomont (88, p. 209) successfully devised a method, by which the cell-wall of *Cyanophyceae* could be rendered evident und by means of which he attained the above-mentioned results: he employed a 33 % solution of chromic acid, which in the course of an hour or so dissolves away the greater part of the protoplasmic contents, leaving the cell-membrane perfectly intact, although a slight contraction seems to me to be involved. Here therefore we meet with a second peculiarity of the cell-wall of the blue-green Algae, viz. its resistance to strong oxidising agents; in this respect it differs very markedly from most other plant-membranes [1]. According

[1]) According to Gomont (loc. cit. p. 212) similar reactions are shown by the membranes of some other Algae (e. g. a *Protococcus*, a *Conferva*, and a *Cladophora*): these membranes are however quite different physically.

to Gomont (loc. cit. p. 212) its chemical behaviour is midway between that of the cuticle of higher plants and the membrane of the Fungi, being more resistant than this latter. But by far its most important peculiarity seems to me to lie in its great elasticity, which is well exemplified by Brand's (03, p. 303) recent experiments on plasmolysis in this group; according to him (p. 303) „deuten die Erscheinungen auf eine größere Elastizität der *Cyanophyceen*-Membran und auf eine festere Verbindung zwischen ihr und dem Plasma. Eine so vollständige Ablösung des letzteren, wie solche an Grünalgen leicht erzielt werden kann, kommt bei den *Cyanophyceen* nur an besonders günstigen Objekten vor, . . . . . . . In der Mehrzahl der Fälle folgt die Membran auf größere oder kleinere Strecken dem sich kontrahierenden Plasma, und es findet oft nur an ganz kleinen, vereinzelten Stellen Ablösung statt".

In its physical properties therefore the membrane of the *Cyanophyceae* is quite unlike that of other Algae. I am inclined to regard it as a modified plasmic membrane of a more or less viscous mucilaginous nature and, if we choose to apply to it the term cell-wall, we must keep in view the fact, that it differs very markedly from the structure, usually so called. It is probably a membrane of a rudimentary type of development and we need not be surprised to find it in a group, in which cytological differentiation is on so low a basis. The heterocysts appear in some respects to have a better differentiated membrane, but a detailed comparison with the membrane of the vegetative cell is yet wanting. — I shall have occasion to mention further examples, illustrating the elasticity and viscous nature of the cellular envelope in the course of this paper.

A few words must be added here on the subject of the protoplasmic connections between the individual cells in *Cyanophyceae*; such connections have been described and figured by a number of different authors (Borzi 86, p. 74, Tab. III; Nadson 95, Tab. V, fig. 55), and were especially characterised by their remarkable size. In the first paper of this series I have myself (04, p. 93) described and figured (loc. cit. fig. 3, 6, 7) such cases, but I am now inclined to place an entirely different interpretation on them. In correspondence with its viscous character the cell-membrane will frequently become more or less compressed or drawn out between adjacent cells, which may either be merely due to mechanical strain and is especially liable to be caused by the various staining reagents, used by the above-mentioned investigators. If filaments of *Anabaena* for instance are stained with methyl blue[1]) we get appearances, such as those in figs. 1 and 2. All these cases of so-called protoplasmic continuity therefore are probably merely due to contraction of the intercellular portion of the cellular

[1]) The filaments have to be retained in the stain for about two days to produce an appreciable result.

investment. This by no means does away with the probability of interchange between contiguous cells (cf. Fritsch, loc. cit. p. 92, 93), for, as explained above, I regard the membrane of the *Cyanophyceous* cell as being of a somewhat plasmic nature, and in that case a gradual diffusion from cell to cell is very probable. We might compare a *Cyanophyceous* filament with a continuous protoplasmic tube, certain portions of which at definite intervals are somewhat modified to constitute transverse septa.

---

At the present day we are acquainted with spores or resting cells in a considerable number of blue-green algal genera and in a recent treatise of Brand's (03, p. 37) a synopsis of the same is given. Yet if we refer to the literature on the subject, — and I abstain from doing so in detail, as Brand carefully discusses it in the just-mentioned treatise, — we find very little information as to the mode of development and the ultimate fate of these spores. In most cases the statements are confined to a more or less careful description of the fully mature spore. Borzi practically alone in his 'Note alla morfologia e biologia delle Alghe ficochromacee' (78, p. 257) enters into the subject in somewhat greater detail. His description of the development of the spores in *Anabaena Flos-Aquae* Ktz. is as follows (loc. cit. p. 260): „As in *Nostoc* the spores are metamorphoses of the more internal vegetative cells of each thread. . . . . . . This transformation is manifested in the first place by a slight increase in volume of the cell, destined to be changed into a spore. Its contents become by degrees finely granular, whilst the wall grows more and more in thickness. The mature spores have a globose or ovoid form; they are double the size, — or a little larger — than the normal vegetative segments, are more or less intensely bright yellowish-gold in colour and are filled with innumerable small granules, which Iodine tincture stains blue. The exosporium is much thicker than the endosporium and is provided with very delicate and scarcely distinct ridges".

I have mainly studied the development of the spores in the species of *Anabaena* [1]), whose general features were already described in the first paper of this series (Fritsch 04): but their development is so closely connected with the features of the cellular investment, that I propose in the following to describe the two phenomena side by side. Filaments, which are going to develop spores, show some signs of this tendency at a rela-

[1]) There seems good evidence for this species being *Anabaena Azollae*. Large quantities of the same Alga have arisen in a vessel, containing *Azolla*, which was collected in Brittany last April, and in this material heterocysts are also quite abundant (cf. Fritsch 04, p. 89, foot-note 2).

tively early stage and for the sake of brevity I shall designate them sporogenous filaments as a contrast to the purely vegetative filaments.

## 2. Detailed considerations.

(a) *Anabaena.* When purely vegetative filaments are examined microscopically, as already stated, an enveloping membrane is readily evident only between adjacent cells. Sporogenous filaments on the other hand exhibit well-marked lateral walls to the cells, which appear as a fairly thick dark line, when focussed so as to be seen in optical section (fig. 4 and 5). If such filaments are stained with an aqueous solution of Iodine the following peculiar structure appears (fig. 5). The longitudinal (lateral) walls of each cell are sharply marked off from one another in adjacent cells (fig. 4, 5. c. s.) and appear separated from one another by the colourless area, which represents the transverse wall between the two cells concerned (fig. 5, t. s.). This latter is bounded laterally by a faint, slighlty concave limit (cf. fig. 3b, t. s.). Careful examination reveals the fact, that the free ends of the lateral walls are connected with one another transversely by a very delicate line (l in Fig. 5), running apparently right round each end of the protoplast, the transverse wall (t. s.) between adjacent cells, separating these lines from one another. In other words, looking at such stained sporogenous filaments under a high power, their appearance is such as to give one the impression that the lateral walls of each cell form part of a hollow sheath-like cylinder around the same, the open ends of which give rise to the above-mentioned line, connecting the free ends of the lateral walls. Each cell of the filament is thus surrounded by a special cylindrical sheath of its own (= cell-sheath, fig. 5 and 8, c. s). which, when division of the cells takes place, is simply split into two fresh sheaths by the development of a colourless intercellular mass (fig. 3a, b). When a cell of *Anabaena* is about to divide an indentation of the lateral walls (= cell-sheath) appears at about the middle of their length, giving rise to a constriction, running round the middle of the mother-cell (fig. 3a). At the same time a very thin colourless strip (cf. fig. 3a, t. s.), appears in the cell-contents on the same level as the constriction of the cell-wall (cylindrical sheath) and, as this strip gradually increases in width (fig. 3b) and develops into the intercellular colourless area, the new cells move apart from one another and the individual cylindrical sheath of each becomes distinct. The details of this process are difficult to observe and I am not at present prepared to say, whether the splitting of the sheath is a purely physical process or whether it is the result of some special structural change. In his recent preliminary paper on the cell-structure of *Cyanophyceae* Wager (04, p. 406) describes this

process in the following words: „The division of the cell is brought about by the formation of a transverse wall, which grows inwards from the lateral wall and divides the cytoplasms and nucleus into two equal or nearly equal parts". I was not able to observe the exact point of origin of the separating mass, but it is very probable that it is formed from without inwards as in the specimens, studied by Wager. In accordance with the views, which I have expressed above on the nature of the cellular envelope of *Cyanophyceae*, I consider that this intercellular substance, which arises between the new daughter-cells, is only a modified portion of the protoplasm.

Internal to the cell-sheath sporogenous filaments of *Anabaena* however exhibit a further investment in the form of a narrow colourless strip of similar appearance to the intercellular substance and which like it takes on a faint brown colouration with Iodine (fig. 5, 8 i. i.). This apparently abuts directly on the coloured peripheral portion of the cell-contents and is continuous with the intercellular mass, separating adjacent cells. That is to say each protoplast of a sporogenous filament of *Anabaena* is surrounded on all sides by a thin strip of colourless substance (fig. 5 and 8, i. i.), which I shall refer to below as the inner investment; laterally this envelope is bounded by the cell-sheath, already described, whilst terminally it forms the intercellular substance between adjacent cells. This inner investment I regard as the actual membrane of the cell, which is possibly alone present during the commencement of the vegetative phase and to which all the remarks on the nature of the investment, made above (p. 32) apply; as filaments pass over to the sporogenous condition the cell-sheath begins to develop on the outside of the inner investment.

If filaments of the *Anabaena* in question are treated with a 33 % solution of chromic acid according to Gomont's method the cell-contents are slowly dissolved and the envelope, surrounding each cell, becomes more distinct. Each cell is then seen to be surrounded by a definite membrane, constituted by the above-mentioned inner investment, whilst the cell-sheath is now by no means so easy to recognise or has disappeared; a certain amount of contraction is, as already stated, involved in this process. As the spores reach maturity however this treatment has no effect on the cell-sheath and leaves the two investments of the protoplast well-defined. This seems to point to the fact, that the cell-sheath is a specialised inner portion of the mucilaginous envelope, for according to Gomont the sheath is far more readily soluble, than the actual cell-membrane (loc. cit. p. 214, 215). Its differentiation probably commences at a very early stage and its rudiments are probably developed, although not sharply marked, in filaments, which are in a purely vegetative condition. It is not visible in these cases however without the help of stains, whereas sporogenous filaments admit of the recognition of all the above structural features in the ordinary

living condition, although stains make them show up more prominently. In young stages the much smaller size of the cells makes the determination of details a great difficulty; nor is the inner investment very strongly developed at that period and consequently it is very difficult to distinguish between it and a possible rudimentary cell-sheath. The two investments of the protoplast only become sharply defined in well-advanced sporogenous filaments, — a fact, which is not surprising, when we consider, that their origin (as an excretion from the protoplast) is the same. It is natural to expect that the cell-sheath will become more defined, as the protoplast becomes older, and will reach its most marked differentiation, when the spore develops, i. e. when the necessity of a firmer outer covering is fully realised.

As the cells of a filament pass over into the sporogenous condition the transverse limits of the cell-sheaths of adjacent cells become better defined (cf. fig. 5 and 8). Gradually also by the increase of the colourless intercellular septum the cells move further apart, whilst the cell-sheath increases in extent and closes in round the open ends, so that the outer investment ultimately forms a complete sheath round the mature spore (fig. 6). As the sheath closes in it envelopes a portion of the intercellular septum so that the sheath or exospore of the spore (fig. 6, ex) surrounds a complete inner investment or endospore (fig. 6, en). The remainder of the intercellular septum has swollen up considerably and has become invisible: it is the cause of the now more or less wide separation of the spores. The spores thus exhibit two well-marked membranes, as in the cases, described by Gomont and Borzi. With regard to the spores the former (loc. cit. p. 233) remarks: „La spore enfin, là où elle existe, est bien, comme on l'admet généralement, produite par l'encystement d'une cellule végétative. Elle possède un exospore où se retrouvent les enveloppes de celle-ci, et un endospore produit au moment de la maturité, et identique par ses propriétés à la membrane cellulaire végétative.“ Brand (03, p. 34) also considers that „das Endospor . . . erst bei der die Keimung einleitenden Zellverjüngung entsteht, . . . nur an ganz reifen Exemplaren vorhanden ist“. Gomont and Brand thus regard the endospore as produced at the moment of maturity: in *Anabaena* both the envelopes of the spore are however present long before maturity is reached and, if either, it is certainly the exospore in my opinion, which is newly formed. The process is scarcely one which comes under the name encystment. During the development of the spores the cells increase very much in size and the fully-developed spore is 2—3 times larger than the ordinary vegetative cell; there is however very little change in colour[1]) in the species, which I

[1]) The cell-contents are slightly yellowish-green, but could scarcely be called coloured (cf. Brand 03, p. 33).

studied. — a point of difference from the cases, described by Borzi (cf. p. 33). The latter author does not describe the way, in which the two walls of the spore develop in *Anabaena*. I leave a further discussion of the spore and its relation to the „gonidia“ of Brand (03, p. 44 et. seq.) to the next paper of this series [1].

In the examination of well-advanced sporogenous filaments numerous stages are met with (fig. 7, 8), which seem to me to quite plainly support the theory of structure of the investment, propounded in the preceding pages. Specimens, such as that represented in fig. 8 are of quite common occurrence; here the uppermost spore is about to liberate its contents and the terminal (transverse) portion of the inner investment is more or less papillosely developed on one side and this papilla quite visibly protrudes through the open end of the cell-sheath. Again in fig. 7, which represents the contents of a sporogenous cell in course of protrusion, one end of the cylindrical cell-sheath quite visibly surrounds the equator of the protoplast, which is enveloped in a new inner investment. Such cases will be further discussed in the third paper of this series.

I still wish to add a few words on the behaviour of the external mucilaginous investment of the *Anabaena* towards stains. Treated with Vesuvin it turns brown and is seen to consist of a number of successive layers. The innermost, and therefore most recent, of these closely follows the outline of the cell-sheaths of the individual protoplasts and thus presents a moniliform appearance, indicating the excretive activity of each cell. These investments do not include the heterocysts (cf. Brand 03. p. 44). It is very instructive to watch the behaviour of a filament, when Vesuvin is slowly added under the microscope. A very wide mucilaginous investment, which was quite invisible before, becomes indicated by its margins contracting slightly and taking on the brown stain. The contraction goes on very slowly but evidently, and at the same time the mucilage acquires a darker and darker brown colour; ultimately it encloses the filament as quite a narrow sheath, showing one or more layers of stratification. In all probability many of the layers discernible during the process of contraction are due to folds. As soon as any cell of a filament becomes transformed into a heterocyst excretion of mucilage from this cell ceases and the stratification of the mucilaginous envelope seems in the main to

[1]) The spores of certain *Cyanophyceae* (e. g. *Nostoc microscopicum* Carm. *N. commune* Vauch., *Gloeocapsa alpina* Näg.) differ in the lack of an exospore, which is replaced by a thick and consistent mucilage sheath (cf. Brand 03, p. 35, 36). These are all aerial species. These forms are interesting, as to my thinking they show, that in certain cases the spore does not develop a special cell-sheath (which is regarded as a modified innermost layer of the external mucilage), but that this structure is replaced by the whole of the outer mucilage becoming more consistent. — a pure case of homology.

be due to such changes. When a filament has a row of heterocysts one behind the other (cf. Fritsch 04, p. 89) the distal one has no mucilage envelope whatsoever; the next heterocyst is surrounded by a layer of mucilage, formed before its transformation, the third has two such layers, and so on — The cell-sheath, as in the case of the filaments treated with Iodine, becomes better defined, when stained with Vesuvin: the inner investment however remains practically uncoloured. In young filaments, in which a cell-sheath is not yet recognisable, staining with Vesuvin makes the inner investment (then the only one ?) particularly prominent: for the protoplast is separated from the brownly stained external mucilage by a narrow colourless area, representing the inner investment.

(b) *Nostoc*. It is scarcely necessary to give many details here, as the structure practically agrees with that of *Anabaena*. I was not able to obtain sporogenous filaments and therefore the recognition of many of the points was of considerable difficulty. With the help of Iodine or Vesuvin however the cell-sheath was brought out prominently and especially the lateral parts are then well defined. There can be no doubt in such stained specimens, that the lateral portions of the outer envelope (cell-sheath) are only proper to the individual cells (cf. fig. 3b). In many cases too the thick dark line, which marks the lateral portion of the cell-sheath extends round on to the terminal portion of the cell for a little way, which is probably due to a slight thickening of the margin of the open end of the cylindrical sheath: the cell-sheath then appears [ ] in optical section.

(c) *Gloeocapsa* and *Gloeothece*. An interesting case is furnished by *Gloeocapsa*; in most cases (especially in the large-celled forms) two envelopes are quite readily distinguishable around the cell-contents viz. the colourless inner investment (fig. 9, i. i.) and surrounding that a well-marked cell-sheath (fig. 9, c. s). which here extends right round the cell. Division takes place in a manner quite similar to that described above for *Anabaena*; the cell becomes constricted at its middle, whilst the separating colourless mass (transverse wall) gradually appears (fig. 9). Ultimately however it develops to a far greater extent than in the previous cases, so that the daughter-cells become more or less widely separated and the open cell-sheath gradually closes in right round each daughter-cell. We thus see that the normal vegetative condition in a *Gloeocapsa* or *Gloeothece* presents the same structure as do the spores of an *Anabaena*, i. e. in its reproductive cells this latter genus reverts to the primitive type of structure, which probably appertained to its ancestors. The fact that the spores of an *Anabaena* divide so as to form a filament is due in part to a condensation of the intercellular septum, in part to the loose diffluent character of the external sheath (cf. p. 45, 46).

At the same time young stages of *Gloeocapsa* are always to be found in which the cell-sheath is unrecognisable and in these the demonstration of the inner investment is a very difficult matter; even with the help of chromic acid I was not able to render it visible in a satisfactory manner, owing apparently to the very considerable contraction in this case. Brand has already (00, p. 4) commented on this difficulty, but mentions a case, in which „ganz frische Teilungsprodukte einer Zelle . . . . . . . . . . abnormer Weise durch eine farblose schlauchähnliche Brücke zusammenhingen", which is probably due to special development of the inner investment in the case in question; I have met with similar phenomena (i. e. cases, in which two adjacent cells were connected by the much drawn out transverse septum) in *Anabaena*, and in my opinion they tend to confirm the gelatinous nature of the investment.

The portion of the investment, that I have called the cell-sheath in *Gloeocapsa*, was also recognised by Nägeli (49, p. 47, 48), for he says: „Die Zellwandung (i. e. the entire investment) ist sehr dick und in der Regel das Zelllumen mehrmals übertreffend, selten demselben bloß gleichkommend. . . . . . . . . . . . . . . . An der Wandung kann meistens die schmale Zellmembran und die breite Hüllmembran unterschieden werden". Nägeli's „Zellmembran" corresponds to the cell-sheath and the „meistens" indicates, that he already observed its occasional absence; the „Hüllmembran" refers to the external mucilage. Brand (00, p. 7) also came to the conclusion, that Nägeli's „Zellmembran" was not the actual cell-membrane, for he says: „jene öfters bemerklichen Zonen, welche Nägeli im Auge zu haben scheint, gehören aber der Gallerte an, und die eigentliche Zellhaut von *Gloeocapsa (alpina)* ist, wie bereits angedeutet, mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln überhaupt nicht zur Anschauung zu bringen". In the case of *Chroococcus helveticus* Klebs (86, p. 391) states that: „Jede intensiv blaugrüne feinkörnige Zelle besitzt eine äußerst zarte, dünne Zellwand" and here also I have no doubt that the cell-sheath is meant.

When the colonies of a *Gloeocapsa* or *Gloeothece* are subjected to a 33 % solution of chromic acid the external stratified sheath is first attacked and gradually dissolved away; it takes some little time before the acid reaches the cell, but then, as in *Anabaena*, the cell-sheath slowly disappears, unless the cells have reached the mature size. The inner investment, as already mentioned, is very difficult to discern afterwards.

A few words may be added on the genus *Merismopedia*, in which a large number of cells are bound together by thin transparent mucilage to form flat plates: owing to the small size of the cells specimens, stained with Vesuvin, were examined. The cell-sheath in these is well marked in contrast to the inner investment; it is either confined to pairs of cells or surrounds larger groups of them, when rapid division is taking place. The former state of affairs is by far the commonest and it is noti-

ceable that all the individual pairs of cells, which are thus each enveloped by a common cell-sheath, lie in one direction: this shows that division is prevalent in this direction. The mucilage investment of the whole colony is well-marked in stained material and projects only very slightly beyond the general contour of the aggregate of cells.

(d) *Oscillaria* and *Lyngbya*. In the genus *Oscillaria*, which is of considerable interest from the point of view of the present paper, it was found convenient to examine a species with fairly broad filaments, as such tend to make the recognition of details of structure in the investment rather more easy; the following observations therefore in the main refer to *Oscillaria Fröhlichii*. The cells which constitute the filaments of this species are flat, generally several times broader than they are long (cf. fig. 11) and the colourless septum between adjacent cells is only of very slight width; when the cell-contents are very granular it is almost impossible to recognise the delimitations of the individual protoplasts, as the granules tend to aggregate about the region of the septa. The whole row of cells or filament is here enclosed in one general sheath, which is however quite evidently merely due to the coherence of the individual cell-sheaths of an *Anabaena* or *Nostoc*. In correspondence with the slighter development of the transverse septa the sheath is not split during division, but remains as one continuous whole round the entire row of cells. However the sheath still shows its composite origin, in that it is slightly constricted at each point of separation of two contiguous cells (fig. 11, c. s.); these contrictions run transversely right round the filament and give rise to a rough stratification in surface view. The colourless inner investment of each cell (fig. 11, i. i.) is rather better seen laterally (i. e. on the inner side of the sheath) and is generally very readily visible at the apex of the filaments.

In the year 1897 two papers, dealing with the structure of the cell-membrane and the movements of *Oscillaria* were published (Correns 97, Kolkwitz 97), but the subject-matter contains very little bearing on the present paper. The outer walls (i. e. the coherent cell-sheath) show a reticulate structure according to Correns, when treated in a certain way, and in connection with this, the following statement of this observer is of some interest here: „Bei weit geöffneter Irisblende sieht man ein rotes Netz auf farblosem Grunde, schmälere oder breitere farblose Streifen laufen den Ansatzlinien der Scheidewände entlang“ (p. 139). That is to say the parts of the coherent cell-sheath, which lie opposite the lines of separation of the protoplast (the region, where the cell-sheath splits on division in *Anabaena*!), show a different structure to that of the remainder of the sheath.

Treated with Vesuvin the cell-sheath of an *Oscillaria* becomes very prominent and the inner investment also seems to take on a faint brown colouration, although this appearance

may be due to colouration of the cell-contents. There is no trace of external mucilage. When placed in a 33 % solution of chromic acid the cell-contents, as in other *Cyanophyceae*, are slowly dissolved. For some time the sheath still remains visible as a faint line outside the inner investment, but ultimately it disappears completely and there only remain the cavities of the protoplast, surrounded by the inner investment.

The usual distinction between *Oscillaria* and *Lyngbya* depends on the absence of a sheath in the former and its presence in the latter, but it has long been asserted that this is a difference. which is scarcely tenable. As Gomont (loc. cit. p. 222 footnote) points out, practically all species of *Oscillaria* are provided with a delicate sheath and it may be questioned whether by suitable conditions of cultivation the few exceptions might not also be shown to have a very delicate one, for the demonstration of the cell-sheath is always a matter of difficulty in small-celled species of *Anabaena* or *Nostoc* for instance, In the present state of our knowledge of species of *Oscillaria* it also seems very probable, that some of these naked forms may be merely young stages of sheathed species. There is no doubt however, that there is a series of forms, in which the sheath is a prominent feature and in which it is markedly thickened, but this sheath does not correspond to the cell-sheath of an *Anabaena*, nor to the above-described sheath of *Oscillaria Fröhlichii*, but finds its homologue in the external mucilage of the former. In a marine species of *Lyngbya* (*L. salina* Ktz.?), which I collected recently on the coast of Brittany, a considerable number of filaments (diam. 12 μ) merely present the structure above described for *Oscillaria*, but the majority have a further envelope outside the (cell-) sheath (Fig. 16, c. s.); this external sheath (fig. 16, e. s.) is limited towards the exterior by a well-marked line, which is separated from the filament by a narrower or wider space, filled with invisible mucilage and it quite evidently corresponds to the external mucilage of an *Anabaena*. When this sheath is of considerable thickness (it often attains 30 μ in diameter) the outer limit is itself thick (diam. 3 μ about), whilst the remainder of the sheath presents numerous layers of stratification. Again in a species of *Lyngbya* from near Trincomalie in Ceylon all the filaments are surrounded by a well-developed and consistent sheath, which is more uniform than in the last-discussed species and encloses a filament with a thin coherent cell-sheath, resembling the structure of an *Oscillaria* in all respects. External sheath and cell-sheath are here in close apposition and the two might easily be overlooked as distinct structures.

We thus see, that in one series of forms the external mucilage of *Anabaena*, *Nostoc* etc. has been discarded altogether and the only investment common to the whole filament is the coherent cell-sheath: these are the species of *Oscillaria*, which are thus capable of movement during the whole of their life.

In another series of forms however an external sheath is present as well as the coherent cell-sheath — during a part of the life-history at least — in consequence of which motion has disappeared except in the hormogonial stage; these are the species of *Lyngbya*. If this difference is kept in mind there is no difficulty in keeping the two genera distinct except in the hormogonial stage. Of course it still remains to be seen whether all species of *Oscillaria* cannot under certain conditions excrete external mucilage and so acquire the characters of a *Lyngbya*; for in the case of *Oscillaria caldariorum* Hauck Gomont describes how (contrary to herbarium-specimens at his disposal) the filaments showed no trace of a sheath (NB. the cell-sheath was surely present), when first collected, but after some weeks cultivation, on sable de rivière stérilisé et simplement humecté' they acquired, de gaînes solides ne différant en rien de celles que présentent les échantillons placés par les auteurs dans le genre *Lyngbya*'. What I have endeavoured to emphasize is that the sheath of an *Oscillaria* is quite a different thing to the sheath of a typical *Lyngbya*.

As in *Oscillaria*, the transverse portion of the inner investment in a *Lyngbya* (and the remarks of this and the ensuing paragraph apply also to *Tolypothrix*) vary in thickness and may be very much obscured by the granular cell-contents. Inside the external sheath the cell-sheath is often not well-developed, but as soon as the filament is liberated as a hormogonium the cell-sheath begins to thicken laterally; in fact whenever, the filament comes into contact with the exterior such thickening takes place. It often happens that a hormogonium is partly liberated from a filament, when the process of liberation ceases: the free portion then not only forms a well-marked cell-sheath, but outside this forms a fresh strip of external sheath (fig. 14); this may happen repeatedlyand thus we get appearances like fig. 14. The tendency to produce a thickened investment, as soon as exposed, is also illustrated by fig. 12; here a small part of the filament has died away, having left the transverse septa still persistent; the two ends of the filaments thus exposed, are covered by a very much thickened portion of the cell-sheath. In the same way, in an exposed termination of a filament in *Anabaena*, we always find the cell-sheath, extending right round the exposed surface (fig. 5).

The contraction of the immediate cellular envelope is well illustrated, when a typical *Lyngbya* is treated with chromic acid; after some time we find a row of more or less emptied cells (i. e. with the cell-contents dissolved away) lying loosely within the outer sheath (cf. fig. 4, Pl. IV. Gomont, loc. cit. and my fig. 15). Ultimately however the sheath becomes entirely dissolved away and there only remains a row of empty cells with the inner investments (cf. *Oscillaria* above). When treated with Vesuvin the sheath of a *Lyngbya* of course develops a well-marked brown colour (cf. *Anabaena*).

(e) *Tolypothrix.* The species of *Tolypothrix* are always provided with a well-developed external sheath of the same tough consistency, as in *Lyngbya*; and at first sight one very easily overlooks this and the cell-sheath as distinct structures. As soon however as the filaments are treated with Iodine no doubt can remain, for the filament of cells with their immediate investments contracts away from the external sheath (fig. 13), at the same time becoming stained so that inner investment and cell-sheath show up quite well. There is however one point, which distinguishes these contracted filaments from those of an *Oscillaria* or a *Lyngbya*; the cell-sheath is much more pronouncedly moniliform than in either of the latter genera (fig. 13, c. s.) and if the filaments are examined carefully, it will be found that here and there it is split between adjacent cells. That is to say the structure of the actual filament (i. e. independent of the external sheath) in *Tolypothrix* recalls that of *Anabaena* or *Nostoc* to some extent, and, in that the cell-sheath is not entirely coherent, is less specialised than in *Oscillaria* and *Lyngbya*.

The effects of different reagents on filaments of *Tolypothrix* are similar to those in *Lyngbya* and it only remains to draw attention to the fact, that in the former genus the heterocysts are included in the general external sheath, — a point of difference from *Anabaena* and from the genus, next mentioned.

(f) *Rivularia* furnishes a particularly interesting case; I examined *Glocotrichia natans* (Hedwig) Rabenh. from the Plankton of Ceylon. Here the basal end of the filament is almost invariably occupied by a heterocyst and if this is absent the lowest cell exhibits distinct modifications, as evidenced by its behaviour towards reagents [1]); the other end of the filament is produced into a longer or shorter, generally much-attenuated hair-like structure. The base of the filament, exclusive of the heterocyst [2]), is surrounded by a mucilaginous sheath, the external limits of which are sometimes well-marked even in unstained material, although just as often invisible; emanating from the proximal portion of the cell, immediately adjacent to the heterocyst, the limit of the sheath arches outwards and thus comes to be separated from the following cells by a considerable interspace. The sheath can generally only be followed up a little way and is unrecognisable in the upper portion of the filament; this is undoubtedly due to the fact, that it is only excreted by the

[1]) Whereas all the cells of the filament take on a brown colour with Iodine the basal heterocyst or, if this is absent, the lowermost cell remains unstained (cf. Fritsch 04. p. 90).

[2]) The heterocysts of this species (fig. 10h) are very peculiar. Under a low power one can distinguish the following structure. On the exterior of the heterocyst is a thin membrane, which encloses a rounded slightly flask-shaped cell, which is provided with inner investment and cell-sheath. Between the cell-sheath and the above-mentioned thin membrane is a clear space of considerable width, which is apparently empty. The actual cell on the other hand is occupied by deep blue-green homogeneous contents, which fill its entire lumen. I shall publish further details subsequently.

lower cells of the filament, those situated more apically having lost this power with their tendency to develop into hair-cells. This differentiation of apex and base of the filament, which thus also finds its expression in the external sheath and is of course likewise exhibited by the strictly basal development of the single large spore, is also noticeable in reference to the immediate investments of the cell. In the basal cells of a filament the cell-sheath is readily visible outside the colourless inner investment of each protoplast (fig. 10, c. s.); in most filaments it is however less and less easy to recognise as one advances towards the apex and the cells, which make up the hair-like termination of the filament, are invariably devoid of a cell-sheath and only possess the inner investment. As in the case of the external sheath, mentioned above, is is very difficult to fix the precise point, at which the cell-sheath is no longer evident, nor is this point by any means constant in different filaments; in one case the greater number of cells of a filament are without the cell-sheath, whilst in another the majority is provided with this latter investment. The cell-sheath presents the same marked moniliform structure, as in the filaments of a *Tolypothrix* and for whole stretches the cell-sheaths of the individual cells may be quite distinct from one another, as in *Anabaena*; in such regions the structure of the filament is identically that of this latter genus. On the whole however the cell-sheaths are more commonly found united, although such a coherent cell-sheath differs from that of *Oscillaria* and agrees with that of a *Tolypothrix*, in its very marked moniliform constrictions.

The single large basal spore develops from a single vegetative cell by great increase of size of the latter; as development proceeds the external mucilage at the base of the filament, becomes more and more distinct, and ultimately forms a rather closely-fitting sheath round the mature spore. It is noticeable that, whereas the ordinary vegetative cells are only stained faintly brown by Iodine, the sporogenous cell and often also one or two of the following cells take on a deep brown colour. I hope to be able to furnish further details of the development of the spores in this genus subsequently, but as yet I have not been successful in finding many stages.

## General conclusions.

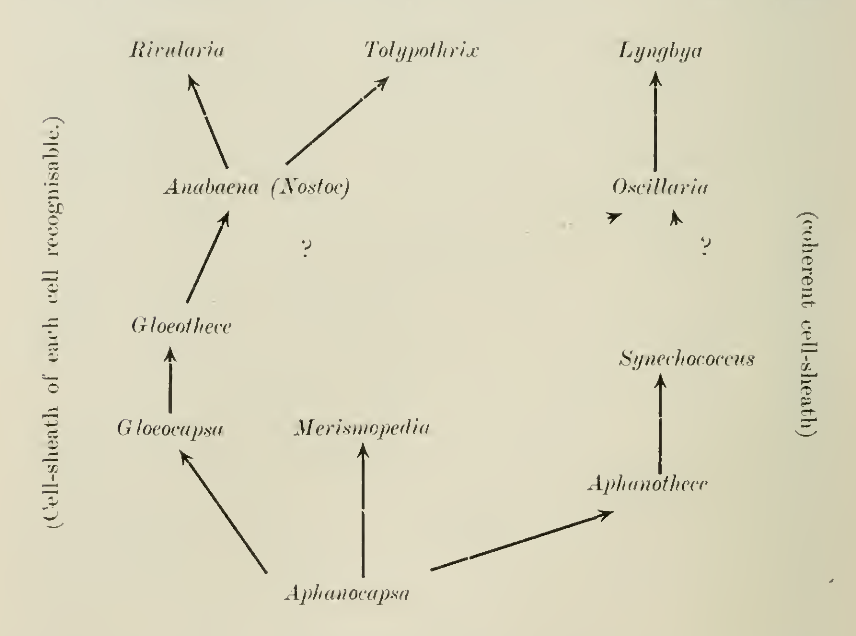
In the following paragraphs I shall attempt to put some interpretation on the above-discussed phenomena and endeavour to sketch out the line, along which the filamentous forms developed from the unicellular. Much of what follows is not new, but I consider its recapitulation necessary for a full understanding of the facts.

The simplest form, that has been examined, is *Gloeocapsa* and there seems no reason to suppose that its structure differs

from that of the related unicellular forms in any essential respects. It is of especial interest because it is one of the unicellular *Cyanophyceae*, from which the higher filamentous forms were in all probability derived. In this genus the cells are capable of dividing in three directions at right angles to one another, and if we suppose, as seems most likely, that the ancestor of such unicellular forms was capable of dividing along all directions (a parallel for which is found in *Aphanocapsa*) *Gloeocapsa* represents a fairly primitive type, — more primitive probably than a form like *Merismopedia*, which is only capable of division along two directions. If we imagine the capacity for division along one of these planes to become lost (*Aphanothece*, *Gloeothece*), we reach the conditions necessary for the development of the filamentous stage and with that pass on to the higher forms; in correspondence with this tendency for division solely along one direction we find that the spherical cell of a *Gloeocapsa* or *Merismopedia* acquires a more or less pronounced cylindrical form (in *Gloeothece*, etc.). In *Gloeothece* and *Aphanothece* however the filamentous tendency is still opposed by the consistency of the ellipsoidal or spherical mucilage envelopes, which effectively prevent the formation of a row of cells by this uniaxial division. The phenomenon, which we have before us here, is well described by Nägeli (49, p. 57) in the following passage: „In der Mutterblase (i. e. the enveloping layer of mucilage) liegen die beiden Tochterzellen nach der Teilung hintereinander. Sie dehnen sich dann in die Länge; ist die Blase weich, so folgt sie anfänglich dem Drucke, reißt aber, wenn die Tochterzellen ihre eigenen Blasen bilden (fig. 2c). Besitzt dagegen die Mutterblase zweier Individuen nicht so viel Elastizität, um dem Drucke der Ausdehnung dieser letzteren folgen zu können, so werden dieselben mechanisch von der ursprünglichen Richtung abgelenkt (fig. 2b; fig. 3b, c). Mit dem weiteren Wachstum und der Bildung der eigenen Hüllmembranen weichen sie zuletzt so sehr von der anfänglichen Stellung ab, daß sie mehr oder weniger parallel neben einander liegen (fig. 3d, e)." — The same applies to *Aphanothece*. — In the genus *Synechococcus* we have a stage, which takes us onwards a little way towards the filamentous series. As in *Aphanothece* and *Gloeothece* we have cylindrical cells, dividing in one direction only, but the colonies are only surrounded by a loose diffluent mucilage. As a rule division apparently follows the lines of that in *Gloeocapsa*, *Gloeothece* etc., mucilage being formed abundantly between the products of division and the cell-sheath no doubt forming a complete envelope round each individual cell; occasionally however the intercellular mucilage is less developed and the products of division form short rows of cells. It remains to be seen whether the cell-sheath is then individual to each cell or coherent. I have not been able to obtain *Synechococcus* for this investigation, but judging from memory and the published figures, it seems probable that the former will be the case. The

short rows of cells of *Synechococcus* otherurse recall *Oscillaria* to a great extent.

Dangeard (99) in his exceedingly instructive paper on the evolution of sexuality has shown conclusively, that the filament or row of cells is the most advantageous from the nutritive point of view; and quite in correspondence with this we find that in the *Cyanophyceae*, as in other algal phyla, the filament is the most successful form. The cell-sheath, which in *Gloeocapsa* and other unicellular forms, constitutes a firm investment around the whole cell, is only necessary laterally, when the filamentous stage is attained. By the rapid succession of divisions all in one direction no time is given for the closure of the gap, left in the cell-sheath, whilst by a suppression of the mucilage, excreted between the products of division, a consistent trans-




verse septum originates, which completely replaces the cell-sheath at this point. In this way the state of affairs, occurring in *Anabaena*, is attained. It should be noted that each cell of the filament still retains its individuality to some extent, in so far as it has its own peculiar cell-sheath, probably excreted primarily by each individual cell, and, in so far as in the course of division of a cell, already provided with such a cell-sheath, the latter is split into two portions, appertaining to the daughter-cells. It seems probable that this splitting is merely due to the relatively strong development of the intercellular septum, which is certainly more strongly developed here than in a form like *Oscillaria*, — a point of resemblance to *Gloeocapsa* etc.

It should be noted that (as exemplified by *Aphanothece* and *Gloeothece*) a change in the character of the external mucilage was a necessity for the formation of the filament. In *Oscillaria* the external investment has been discarded altogether and the necessary rigidity is obtained by the coherence of the cell-sheath: in other forms however *(Lyngbya)* this was not sufficient and a more or less consistent outer sheath was further developed. The heterocystous forms studied have all retained an outer sheath and perhaps it is owing to this that coherence of the cell-sheath is not so marked in any of these forms[1]). The scheme on p. 46 is meant to show the way, in which the higher filamentous *Cyanophyceae* arose from the unicellular forms, as far as can be gathered from present day forms: but although it indicates relationships it must not be regarded as a phylogenetic series. As will be seen two main series of forms are to be distinguished: the series *Gloeocapsa* — *Gloeothece* — *Anabaena*, in which the cell-sheath can always be recognised as individual to each cell, owing to its very marked constriction, even when coherent: and the series *Oscillaria* — *Lyngbya*, which probably developed from a form like *Synechococcus*, and is characterised by the uniform cell-sheath around the whole filament. *Lyngbya* represents a return to the old conditions, in as much as it possesses a well-marked external sheath, which is lacking in *Oscillaria*.

## Summary.

It may be well to briefly summarise the conclusions of the present paper:

(I) Each cell of the sporogenous filament (and probably also of mature vegetative filaments) of an *Anabaena* has two envelopes, — an inner investment, which completely encloses the protoplast, and outside this a special cylindrical sheath, which has been designated the cell-sheath: when division of the cells takes place this cell-sheath is simply split into two fresh sheaths by the development of an intercellular septum.

(II) The inner investment, which is possibly the only one in young stages, is regarded as a modified plasmic membrane of a viscous, gelatinous nature: the cell-sheath is probably a modified innermost layer of the external mucilaginous sheath and unlike the inner investment is dissolved by chromic acid, except in the almost mature spore.

[1]) As already mentioned the higher heterocystous forms have not been fully examined, but it may be well to point out that the heterocystous forms in Kirchner's *Scytonemataceae* (98, p. 78, fig. 57 C and D for instance) appear to have the same moniliform structure of the cell-sheath of the filaments inside the external sheath as *Tolypothrix*. *Plectonema* (loc. cit. fig. 57 A), which is devoid of heterocysts on the other hand appears to exhibit a structure like that of *Lyngbya*. All these forms will be treated of subsequently in greater detail.

(III) Exospore and endospore of the spore are merely the fully developed cell-sheath and inner investment respectively, both of which in the mature condition completely envelope the protoplast. This does not agree with previous accounts of the development of the spore. In the spore of an *Anabaena* we find the same structure of the investment reoccurring, as we get in *Gloeocapsa* etc.

(IV) In *Oscillaria* the transverse septa are less developed than in *Anabaena* and consequently the cell-sheath is not split during division, but forms a coherent whole round the entire filament. Its composite character is still indicated by a slight constriction at each transverse septum.

(V) The sheath of an *Oscillaria* and *Lyngbya* are two entirely different structures, the former as just stated being the coherent cell-sheath, whilst the latter is homologous with the external mucilage of *Anabaena* etc. Within this latter sheath the filaments of *Lyngbya* present a structure, identical with that of *Oscillaria*.

(VI) In *Tolypothrix* and *Rivularia* on the other hand the actual filament (within the external sheath) is provided with a cell-sheath, which is only in part coherent and shows a very marked moniliform structure.

(VII) The intercellular protoplasmic connections of many observers are due to changes, produced in the gelatinous transverse portion of the inner investment during staining. Protoplasmic connection is unnecessary, as diffusion can probably take place through the cell-membrane.

University College London
September 20th, 1904.

## References to Literature.

Bornet et Flahault: Révision des Nostocacées hétérocystées etc. (Ann. Sci. Nat. Sér. VII. T. III. etc. 1886.)

Borzi: Note alla morfologia e biologia delle Alghe ficochromacee. (Nuovo giorn. botan. ital. Vol. 10. 1878. p. 236).

Borzi: Le comunicazioni intracellulari delle Nostochinee. (Malpighia. Ann. I. 1886. p. 74 et seq.)

Brand: Der Formenkreis von *Gloeocapsa alpina* Näg. (Botanisches Centralbl. Bd. LXXXIII. 1900.)

Brand: Morphologisch - physiologische Betrachtungen über *Cyanophyceen*. (Beihefte z. Botan. Centralbl. Bd. XV. 1903. Heft 1.).

Brand: Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. (Ber. Deut. Bot. Ges. Bd. XXI. 1903. Heft 6. p. 302.)

Correns: Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. (Ber. Deut. Bot. Ges. Bd. XV. 1897. p. 139).

Dangeard: L'autophagie sexuelle. (Le Botaniste. Sér. VI. 1899.)

Fritsch: Studies on Cyanophyceae. I. Some points in the structure of an *Anabaena*. (The New Phytologist. Vol. III. 1904 Nr. 4.)..

Gomont: Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées filamenteuses. (Bull. Soc. bot. de France. Sér. 2. T. X. 1888. p. 204).
Kirchner: Schizophyceae. (Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. Teil. 1. Abteil. 1a. 1898.)
Klebs: Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. (Unters. Bot. Inst. Tübingen. Vol. II. Heft II. 1886).
Kolkwitz: Über die Krümmungen und den Membranbau bei einigen Spaltalgen. (Ber. Deut. bot. Ges. Bd. XV. 1897. p. 460.)
Kützing: Phycologia generalis. 1843.
Nadson: Über den Bau des Cyanophyceen-Protoplasts. (Scripta botan. Horti Universitatis Imperialis Petropolitanae. T. IV. Fascic. II. 1895.) (German resumé.)
Nägeli: Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet. Zürich 1849.
Wager: The cell-structure of the Cyanophyceae. — Preliminary paper. (Proc. Roy. Soc. London. Vol. 72. p. 401.)

## Description of the figures on plate VII.

It was found necessary in many cases to use high magnifications. — Zeiss's apochromatic 3,0 mm. Apert 0,95 and compensation eye-piece 12 or 18 being mostly employed. All the figures were drawn with the help of an Abbè drawing apparatus. The following symbols are made use of to denote different points in the figures; *c. s.* = cell-sheath: *i. i.* = inner investment: *e. s.* = external sheath: *t. s.* = transverse septum: *ex* = exospore; *en.* = endospore; *h.* = heterocyst).

Fig. 1 and 2. Small portions of filaments of *Anabaena*, stained with methyl blue: the transverse septa are curiously contracted, so as to resemble protoplasmic connections. (× about 2300.)

Fig. 3. Two young cells of a species of *Nostoc* in process of division: the inner investment is not indicated, *a* transverse septum (*t. s.*) just appearing and cell-sheath constricted: *b* Division complete; cell-sheath of each cell evident, being separated by the thick colourless transverse septum. (× about 2500).

Fig. 4. An ordinary vegetative filament of *Anabaena* in the unstained condition. The cells are separated by well-marked transverse septa. (× 1450.)

Fig. 5. Portion of a vegetative filament of *Anabaena*, stained with Iodine. The cells are separated from one another by well-marked transverse septa (*t. s.*) and the cell-sheaths (*c. s.*) are seen to be individual to each cell. Within these latter is a well-defined inner investment (*i. i.*), continuous with the transverse septa. Note that at the lower end, which represents the termination of a filament, the cell-sheath extends right round the one end of the cell. (× 2300 about.)

Fig. 6. Three spores of *Anabaena*, showing exospore (cell-sheath) and endospore (inner investment), and separated from one another by a well-marked space. (× 1450.)

Fig. 7. Sporogenous cell of *Anabaena* with contents in process of protrusion. The liberated portion is surrounded by a new inner investment, whilst the outline of the open end of the cylindrical cell-sheath runs round the approximate equator of the protoplast. (× 1450).

Fig. 8. Small portion of the sporogenous filament of *Anabaena* (with almost mature spores); the uppermost cell has the inner investment produced into a papilla terminally, which is plainly surrounded by the one end of the cell-sheath. (× 1450).

Fig. 9. Division of a cell of *Gloeocapsa*, showing the transverse septum and the contricted cell-sheath, which is as yet not split. (× about 1600.)

Fig. 10. Basal portion of a filament of *Gloeotrichia natans* (Hedwig) Rabenh., showing the coherent, but markedly constricted cell-sheath and the basal heterocyst (*h*). (× about 1600).

Fig. 11. Part of a filament of *Oscillaria Fröhlichii*, showing the coherent cell-sheath. The constrictions are rather exaggerated. (× 1450.)

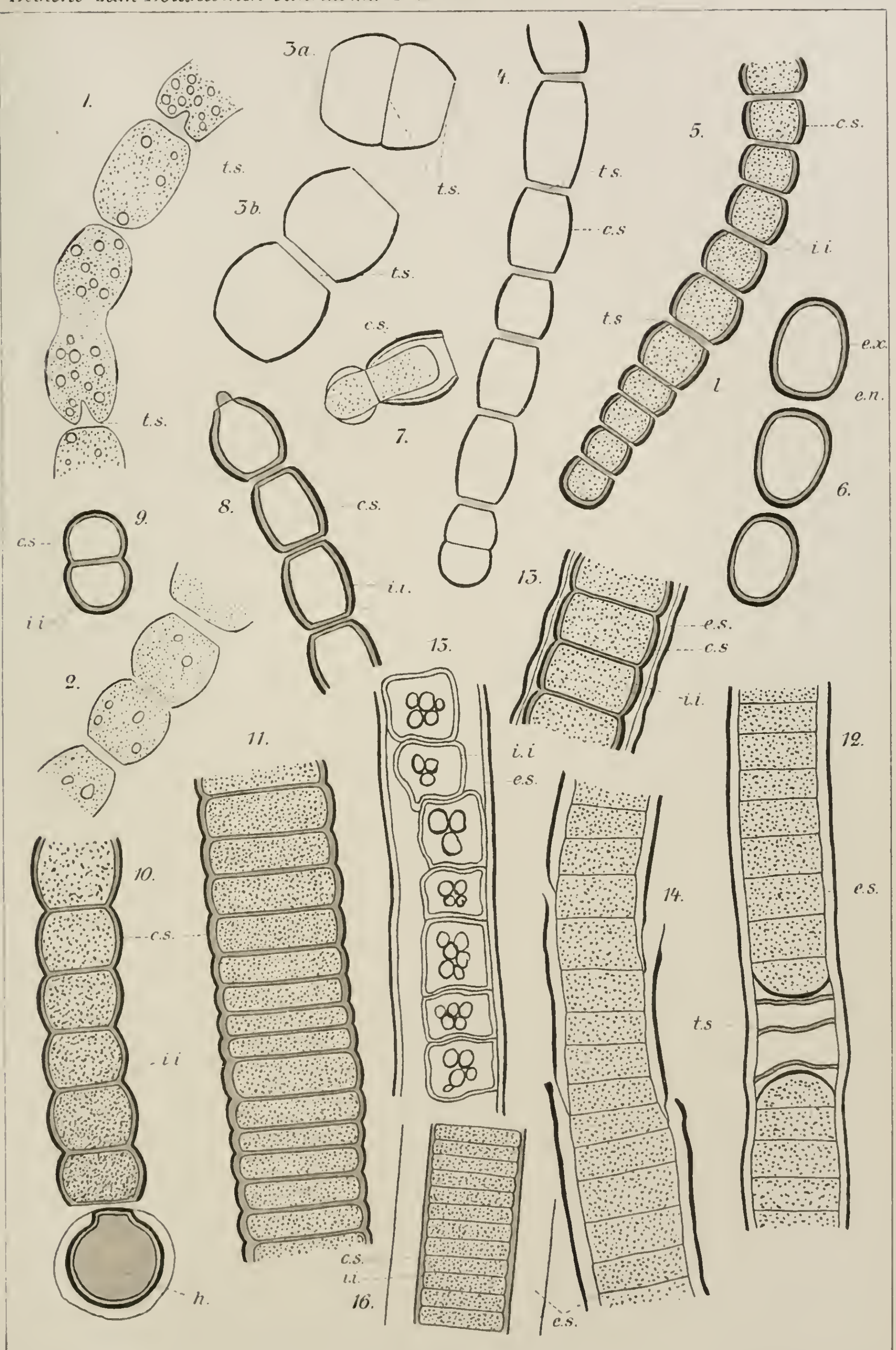
Fig. 12. Part of a filament of *Tolypothrix* in the living, unstained condition, in which no cell sheath is visible within the external sheath (*e. s.*). A small portion of the filament has died away through injury, leaving the prominent transverse septa (*t. s.*). The exposed apices of the filament are covered by the much-thickened cell-sheath. (× 1450).

Fig. 13. Small portion of a filament of *Tolypothrix*, treated with Iodine. The central filament has contracted away from the external sheath and its coherent, but moniliform cell-sheath and the inner investments of the protoplasts are now quite visible. (× about 1600).

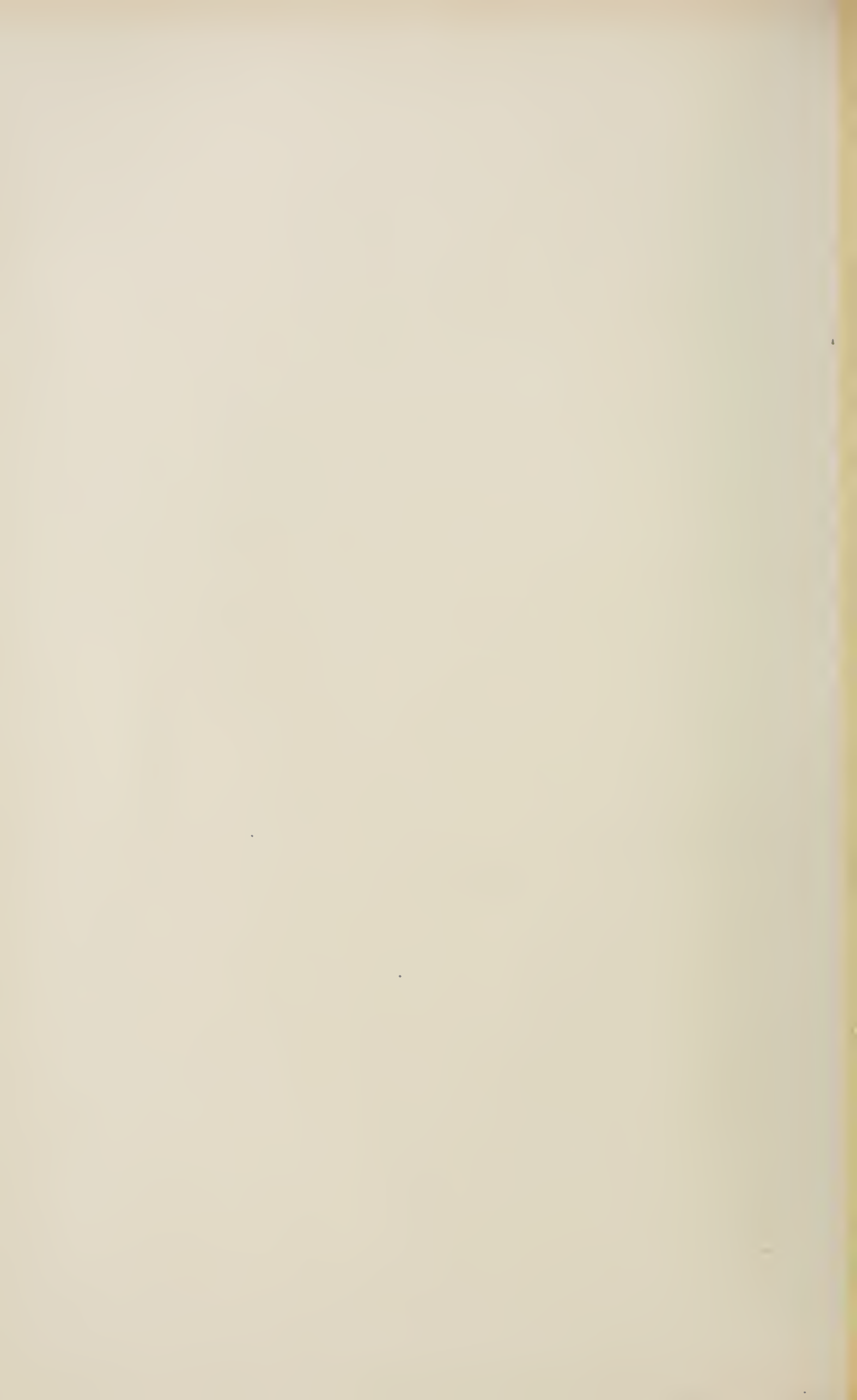
Fig. 14. Living, unstained filament of *Tolypothrix*, illustrating repeated sheath-formation: see text p. 42. (× 1450.)

Fig. 15. Portion of a filament of *Tolypothrix*, treated with chromic acid. The filament has contracted away from the external theath (*e. s.*): the cell-sheath has been dissolved away and only the inner investment remains (*i. i.*). The protoplasmic contents have all disappeared except for a few globules in each cell. (× 1450.)

Fig. 16. Small portion of a filament of *Lyngbya salina* Ktz., showing the wide hyaline external sheath, the coherent cell-sheath and the delicate inner investments around the protoplasts. (× 600 about.




F.E. Fritsch gez. Verl. von Georg Thieme in Leipzig. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.



# Organisation et développement du *Dunaliella*, nouveau genre de Volvocacée-Polyblépharidée.

Par

**E. C. Teodoresco** (Bucarest).

Avec VIII u. IX planches et 5 figures dans le texte.

L'Algue qui m'a servi à créer le nouveau genre est le *Chlamydomonas Dunalii* Cohn.

Le genre *Chlamydomonas* comprend actuellement une cinquantaine d'espèces, dont trente seulement sont mieux connues; sur les autres on ne possède que des indications très incomplètes [1]. Parmi ces dernières, l'une des plus intéressantes est, sans contredit, le *Chlamydomonas Dunalii* Cohn (*Monas Dunalii* Joly). Découverte en 1838 par Dunal[2]) dans les marais salants de la Méditerranée près Montpellier et trouvée ensuite dans plusieurs lacs salés de l'Europe et de l'Afrique, cette algue a été très peu étudiée. On peut dire même qu'on ne sait presque rien sur la structure interne et on ne connaît pas encore de quelle manière elle se multiplie; si je ne me trompe, aucun travail n'est venu récemment élucider la question.

Les données fournies par les différents auteurs sur le „*Monas Dunalii*" sont tellement incomplètes, qu'on ne sait même pas à quel genre il faut le rattacher. Cohn[3]), qui ne paraît pas avoir vu cette *Volvocinée*, la plaçait dans le genre *Chlamydomonas*, tandisque Hansgirg[4]) la considère comme une variété du *Sphaerella lacustris* (Girod) Wittr. Dujardin[5]) a pensé que le „*Monas Dunalii*" devrait être placé dans son genre *Diselmis*, qui correspond à peu près au *Chlamydomonas* d'Ehrenberg. Wille (l. c.) croit que c'est plutôt un *Chlamydomonas* qu'un *Haematococcus*, sans avoir cependant une opinion bien arrêtée. D'autres auteurs,

[1]) Wille, N., Algologische Notizen. IX—XIV. (Nyt Magazin f. Naturvidenskab. B. 41. 1903. H. 1. où l'on trouvera la bibliographie à peu près complète concernant ce genre.)

[2]) Dunal, F., Les algues qui colorent en rouge certaines eaux des marais salants méditerranéens. (Ann. d. sc. nat. Bot. 2e Série. T. IX. 1838. p. 172.)

[3]) Cohn, F., *Chlamydomonas marina*. (Hedwigia. Bd. IV. 1865. p. 97.)

[4]) Hansgirg, A., Prodromus d. Algenflora von Böhmen. T. I. p. 106.

[5]) Dujardin, F., Histoire naturelle des Zoophytes (Infusoires). 1841. p. 344.

comme Saville Kent[1], Butschinsky[2], lui conservent le nom que lui a donné Joly en 1840[3]. D'ailleurs en l'absence de connaissances sur la constitution et sur les phénomènes de reproduction, toute décision serait prématurée.

D'autre part Wille (l. c.) en comparant les descriptions et les figures de Joly à celles de Geleznow[4]) écrit à propos de cette algue: „unter obenstehendem Namen sind unzweifelhaft mehrere verschiedene Arten zusammengemischt. Wenn man Jolys Abbildungen (pl. 8, fig. 5) betrachtet, scheint es, als ob er eine von Haematochrom rotgefärbte Art vor sich gehabt habe, deren Haematochrom doch zuweilen ebenso wie bei *Haematococcus pluvialis* so stark reduziert werden kann, daß sie rein grün erscheint. Nach den Abbildungen zu urteilen, scheint sie eher zur Gattung *Chlamydomonas* gerechnet werden zu müssen. Die von Geleznow beschriebene Art soll freilich rote Ruhezellen haben, aber es wird angegeben, daß sie grüne Zoosporen hat die 12, 8—16 μ lang sind. Nach den Zeichnungen zu urteilen sind hier wenigstens 2 Arten von *Chlamydomonas* zusammengemischt, aber weder Abbildungen noch Beschreibungen sind so vollständig, daß es möglich wäre, sie mit bekannten Arten zu identifizieren oder zu entscheiden, ob eine von ihnen oder beide als eigene Arten aufgestellt werden müssen. Sicherlich sind dieselben ganz verschieden von der von Joly beschriebenen und abgebildeten *Monas Dunalii*.

C'est cette opinion, exprimée par l'éminent algologue norvégien, qui m'a engagé à étudier de plus près le „*Monas Dunalii*" dont la présence dans les lacs salés de Roumanie a été indiquée par P. Bujor[5]). Ces lacs occupent deux régions, les uns sont situés dans la plaine du Danube, entre ce dernier fleuve et les rivières Siret, Rîmnic et Jalomitza; les autres sont situés sur le littoral de la Mer Noire et occupent la même position et ont la même origine que les lacs salés „*limanes*" de la Russie méridionale.

La proximité du Lacul-Sarat (le Lac-salé), situé à quelques kilomètres de Braïla, étant plus favorable pour la récolte, je m'y rendis vers la fin du mois de Mai 1904; à ce moment le lac était presque complètement desséché et le limon noir et onctueux qui tapisse son fond, était recouvert d'une couche pulvérulente, blanchâtre et çà et là d'une croûte formée de cristaux de sulfate de sodium. Ce n'est qu' autour de l'établissement des bains que le lac présentait encore une profondeur de 30 à 50 centimètres. Sur les bords on pouvait rencontrer, çà et là, des

[1]) Kent, Saville, A manual of Infusoria. I. 1880—1881. p. 241.

[2]) Butschinsky, P., Die Protozoen-Fauna der Salzsee-Limane bei Odessa. (Zool. Anzeiger. Bd. XX. 1897. p. 196.)

[3]) Joly, Histoire d'un petit Crustacé. (Ann. d. sc. nat. Zool. 2e Série. t. 13. 1840. p. 225.)

[4]) Geleznow, N., Über d. Ursache d. Färbung des Salzwassers im See Sak in der Krim. (Bull. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. T. 17. 1872. p. 557.)

[5]) Bujor, P., Contributions à la faune des lacs salés de Roumanie. (Ann. scientifiques de l'Université de Jassy. Vol. I. Fasc. 2. 1900.)

fossettes et des oeillets salants. C'est dans ces fossettes que j'ai puisé l'eau, dont j'ai rempli deux grands flacons. Cette eau, très concentrée, avait une couleur rougeâtre et répandait une odeur prononcée de violette. J'ai transporté les deux flacons à Bucarest, sans les boucher et cela afin de conserver l'algue vivante et en bon état. Les vases ont été placés devant une fenêtre bien éclairée du laboratoire, esposée au sud-est; ils sont restés dans ces conditions pendant tout le temps de mes observations.

Forme du corps. — La forme du corps des zoospores est assez variable et présente une certaine instabilité. Nous verrons plus tard quelle est la cause de cette instabilité. Observé dans l'eau normalement concentrée, le corps de la zoospore est allongé-ellipsoïdal (pl. VIII, fig. 1, 5, 6 et 8), ou un peu étranglé vers son milieu (pl. VIII, fig. 2 et 3); plus rarement il a la forme à peu près cylindrique (pl. VIII, fig. 4 et 7). Les extrémités sont arrondies, mais la partie antérieure s'amincit parfois en forme de cône obtus et très surbaissé (pl. VIII, fig. 4 et 7). La section transversale du corps est circulaire.

Mais cette forme est très variable, même chez le même individu. Je noterai ici les principales variations, afin d'éviter les erreurs qui pourraient en résulter. Ainsi, si nous plaçons une goutte d'eau salée, contenant des zoospores, sur le porte-objet, on constate, au microscope, qu'elles se présentent sous la forme mentionnée plus haut. Mais si nous laissons la goutte s'évaporer un peu, on observe que le corps commence à s'allonger et à se difformer (pl. VIII, fig. 9 et 10); si alors nons ajoutons à la préparation une goutte d'eau douce, les zoospores s'arrondissent brusquement (pl. VIII, fig. 30 et 31). Cette expérience que j'ai répétée un trés grand nombre de fois, m'a toujours donné les mêmes résultats. Si nous laissons la goutte d'eau salée s'évaporer très lentement, en la plaçant par exemple sur un couvre-objet et en la renversant sur une chambre humide, on peut très bien observer les changements de la forme du corps; sur les bords, où l'évaporation se fait sentir plus rapidement, les zoospores s'allongent et se difforment plus tôt qu'au centre de la goutte suspendue. Cette difformation ressemble parfois aux métabolies très faibles de certaines *Euglènes*. Dans ce dernier cas, il se forme sur le corps des prolongements courts, en forme de pseudopodes (pl. VIII, fig. 23, 28 et 29). Sur les bords d'une goutte qui s'évapore lentement on peut constater parfois des déformations remarquables: c'est ainsi que le corps peut prendre une forme cylindrique très allongée (pl. VIII, fig. 19), mais à peu près toujours étranglé dans son milieu (pl. VIII, fig. 11 et 12); ou bien ce n'est que s'a partie postérieure, qui va en s'amincissant (pl. VIII, fig. 13 et 14); plus rarement la zoospore prends une forme conique ou obconique (pl. VIII, fig. 15); la partie postérieure du corps est parfois rétrécie et plus ou moins rostrée-capitée (pl. VIII, fig. 16), ou bien très amincie en pointe (pl. VIII, fig. 17 et 18). J'ai vu une fois la partie postérieure de la zoospore terminée par un prolongement considérable qui dépassait à peu près deux fois la longueur du reste du corps

pl. VIII, fig. 20). Il n'est pas rare non plus de voir le corps terminé par un prolongement hyalin antérieur, qui porte alors à son extremité les deux flagellums (pl. VIII, fig. 21 et 22): parfois même le corps présente deux prolongements latéraux (pl. VIII, fig. 23).

Une forme curieuse que j'ai vu, il est vrai, rarement, c'est celle représentée dans les figures 24 et 25 de la pl. VIII, où le corps, cylindrique ou conique, est aplati et son extrémité postérieure à peu près tronquée. Dans ce cas, la forme de la zoospore est différente, suivant qu'on l'observe de face *(a)*, ou de profil *(b)*. D'ailleurs le corps peut être aplati, sans avoir l'extrémité postérieure tronquée (pl. VIII, fig. 26 et 27).

Pour montrer les variations de la forme du corps des zoospores, suivant la concentration de l'eau, je rapporte ici quelques-unes des expériences que j'ai faites.

Expérience I. — Sur une lamelle couvre-objet, renversée sur la chambre humide, se trouvait, depuis quelques jours, une goutte d'eau salée contenant des zoospores; l'eau s'était concentrée suffisamment, de sorte que toutes les zoospores étaient allongées et plus ou moins amincies vers leur milieu.

9 heures: j'ajoute à la préparation une petite goutte d'eau douce: immédiatement toutes les zoospores se sont arrondies: aucune, absolument aucune, n'est restée allongée. Je laisse ensuite la préparation s'évaporer à l'air libre.

9 heures, 15 minutes: les zoospores ont quitté leur forme sphérique et sont devenues ovales.

9 heures, 25 minutes: le corps des zoospores est allongé et commence à se rétrécir vers le milieu. J'ajoute alors, à la préparation, une nouvelle goutte d'eau douce et j'observe que toutes les zoospores deviennent brusquement sphériques.

Expérience II. — 9 heures, 35 minutes: dans une goutte d'eau salée et concentrée, contenant des zoospores allongées, je place une goutte d'eau douce: les zoospores s'arrondissent immédiatement. Je laisse ensuite la préparation s'évaporer.

10 heures: à peu près la moitié des zoospores se sont allongées.

10 heures, 37 minutes: à peu près toutes les zoospores sont allongées et beaucoup commencent à s'étrangler vers leur milieu. J'ajoute alors une goutte d'eau douce à la préparation, et je constate que toutes les zoospores ralentissent sensiblement les mouvements et s'arrondissent. Je laisse la préparation s'évaporer.

10 heures, 55 minutes: les zoospores commencent à s'allonger, mais leurs mouvements sont encore peu énergiques.

11 heures, 25 minutes: toutes les zoospores sont complètement allongées et leurs mouvements assez prononcés.

Expérience III. — Je fais deux préparations *A* et *B* à l'aide de l'eau normalement concentrée et dans laquelle les zoospores sont allongées. J'ajoute aux préparations de l'eau douce: les zoospores deviennent alors sphériques.

1 heures, 15 minutes: je laisse la préparation *A* s'évaporer à l'air libre et je place la préparation *B* dans une chambre humide.

2 heures: les zoospores de la préparation *A* ont repris tout à fait leur forme allongée, tandisque celles de la préparation *B* sont encore sphériques.

2 heures, 25 minutes: dans la préparation *A* l'eau s'est tellement concentrée que les sels commencent à se cristaliser, les zoospores sont très allongées et beaucoup amincies vers le milieu: dans la préparatin *B*, les zoospores gardent à peu près la même forme qu'elles avaient à 2 heures 25 minutes.

Cette action de l'abaissement de la concentration, sur la forme des zoospores se manifeste même alors, quand, au lieu d'eau douce on emploie un fixateur liquide quelconque, la liqueur de Pfeiffer par exemple. Le jour de la récolte à Lacul-Sarat, j'avais fixé une partie de mon matériel au moyen de la liqueur de Pfeiffer. Quand j'ai observé les zoospores le lendemain au laboratoire, j'ai constaté à ma grande surprise qu'elles étaient toutes sphériques: cela m'est arrivé toutes les fois que j'ai fixé le *Dunaliella* au moyen de la liqueur mentionnée, ou au moyen de n'importe quel autre fixateur liquide, qui diminuait sensiblement la concentration de l'eau salée.

Un fixateur assez bon, c'est l'acide osmique employé à l'état de vapeur ou en solution. Les zoospores ainsi fixées, il est vrai, ne s'arrondissent pas, mais elles se contractent tout de même un peu et ne gardent pas tout à fait leur forme normale. Afin d'éviter toute controverse j'ajoute ici, que toutes mes observations ont été faites sur du matériel vivant, car sur les zoospores fixées, on ne peut pas se rendre bien compte de l'organisation interne, à cause des changements qu'elles subissent sous l'action du fixateur. Sur les zoosperes fixées au moyen de l'aide osmique, on peut verser ensuite le mélange de Pfeiffer, pour les conserver plus longtemps.

Nous avons vu que toutes les fois qu'on ajoute une goutte d'eau douce à une préparation de zoospores, qui se trouvent dans de l'eau normalement salée, celles-ci s'arrondissent et diminuent leurs mouvements. Mais cela n'arrive que si la diminution de la concentration de l'eau salée ne se fait par brusquement. Si à une goutte d'eau salée on ajoute une goutte plus grande d'eau douce, ce qui amène une abaissement brusque de la concentration, les zoospores non seulement s'arrondissent, mais encore cessent leurs mouvements; le volume du corps augmente et devient parfois deux fois plus grand et à la fin la zoospore éclate. La cause de cet éclatement n'est par difficile à comprendre: c'est l'action mécanique de la pression osmotique trop élevée par rapport à la densité diminuée du milieu ambiant. Ce phénomène a été observé avec d'autres organismes inférieurs (algues, plasmodes des Myxomycétes), toutes les fois qu'on a diminué brusquement la concentration du milieu ambiant [1].

[1] Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2e Aufl. Bd. I. p. 415. Bd. II. p. 137 et 329, où sont cités les principaux travaux, qui se rapportent à ce sujet.

En resumé la forme du corps est assez variable chez les zoospores du *Dunaliella*, et cette variation est en rapport avec la concentration de l'eau. Dans l'eau normalement concentrée[1], le corps est 'ovale, ellipsoïde ou cylindrique, parfois un peu étranglé vers son milieu; si la concentration de l'eau augmente par l'evaporation, la forme allongée s'exagère, le rapport entre la longueur et la largueur s'accroît, en même temps que le corps s'amincit au milieu, tandisque les extrémités restent généralement plus ou moins renflées. Si, au contraire, la concentration diminue, le corps se raccourcit et devient complètement sphérique. Si l'on n'observait pas les transformations succesives que subit l'individu, on croirait dans ce dernier cas avoir à faire à une autre espèce du genre *Dunaliella*.

Structure du corps. — Le corps de la zoospore est enveloppé d'une membrane très nette, plus ou moins mince, incolore, douée d'une certaine souplesse et extensibilité; elle est capable de suivre les mouvements de déformation du protoplasma et permet au corps de changer sa forme et de prendre les aspects que nous avons mentionnés précédemment. A ce point de vue le genre *Dunaliella* diffère nettement de toutes les espèces du genre *Chlamydomonas*, dont la membrane est assez rigide, ce qui fait que leurs corps gardent une forme assez constante et caractéristique pour chaque espèce. La membrane du *Dunaliella* est adhérente, c'est-à-dire entoure directement le protoplasma. Celui-ci est si adhérent à la membrane que je n'ai pas réussi à l'éloigner par plasmolyse. Cette membrane se colore en jaune plus ou moins brunâtre par l'action du chlorure de zinc iodé ou encore par l'iode et l'acide sulfurique; ce n'est donc pas une membrane cellulosique, mais une enveloppe de nature peut-être protéïque (une „Hautschichte") comme celle des Euglènes par exemple. A la partie antérieure du corps se trouve une papille hyaline, généralement peu développée; en tout cas elle n'est pas aussi grosse, qu'il paraîtrait résulter de la description et des figures de Joly[2], qui dit à ce propos: „bouche en forme de prolongement conique, rétractile, d'un blanc hyalin". Je n'ai pas pu constater si cette papille est protoplasmique ou si l'enveloppe s'épaissit également, un peu, en cet endroit.

A droite et à gauche de la papille, la membrane laisse passage aux flagellums au nombre de deux: ils sont, dans la forme normale, un peu plus longs que le corps. C'est ainsi que si le corps a 19 $\mu$ de longueur, la longueur des flagellums est de 22 $\mu$. Les rapports changent, bien entendu, quand le corps s'allonge excessivement ou s'il s'arrondit. A l'état de repos ou quand les mouvements sont faibles, les cils se portent d'abord

[1] La concentration de l'eau varie avec les saisons et les conditions météorologiques. En 1904, quand j'ai visité le Lacul-Sarat, le temps était très sec, à peu près comme en 1899. Pendant cette dernière année, la densité de l'eau a varié, d'après P. Bujor, depuis le mois de Mai jusqu'en Octobre, entre 1, 074 et 1 200.

[2] l. c. p. 272 et pl. 8, fig. 5c.

un peu en avant puis retombent de chaque côté (pl. VIII, fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7). Le mouvement de la zoospore est toujours une natation en avant et un mouvement autour de son axe longitudinal, avec progression. La natation en avant s'observe très bien quand les mouvements sont peu énergiques; on voit alors que la zoospore se sert de ses deux flagellums, comme de deux rames, au moyen desquelles elle frappe l'eau pour avancer. Il n'est pas rare de voir des zoospores qui ont perdu un des deux flagellums; dans ce dernier cas elles tournent autour d'un axe transversal, sans se déplacer, c'est-à-dire tout comme une barque dont on ne ferait manoeuvrer que l'une des deux rames.

Dans la partie postérieure du corps se trouve un chromatophore en forme de coupe. La paroi postérieure de la coupe est très épaisse et occupe géneralement un tiers ou même à peu près la moitié de la longueur du corps. La forme du chromatophore change toutes les fois que le corps de la zoospore se difforme, par suite de la variation dans la concentration de l'eau[1]. Dans la partie épaissie du chromatophore est logé le pyrénoïde, qui est toujours très bien visible sans l'aide d'aucun réactif. Ce n'est que très rarement que le pyrénoïde se trouve vers le milieu du corps (pl VIII, fig. 14) et cela parceque la zoospore a son extrémité postérieure etirée en forme de queue. Le pyrénoïde est le plus souvent arrondi ou un peu allongé dans le sens transversal et généralement plus ou moins anguleux; il est entouré par une amylosphère, formée de granules d'amidon assez bien visibles. Le pyrénoïde se multiplie par bipartition, comme nous le verrons plus loin.

Le chromatophore limite une chambre antérieure assez grande, qui renferme le protoplasma et le noyau; celui-ci est situé vers le milieu du corps ou un peu plus haut; il n'est que rarement visible (pl. VIII, fig. 4, 5, 6), à cause des nombreuses granulations dont il est entouré; ces granules, qui ont l'aspect de gouttelettes arrondies, se trouvent toujours dans le cytoplasma de la partie antérieure du corps; elles sont brunâtres chez les zoospores à hématochrome, foncées chez les zoospores vertes. La présence de ces granules, qui sont plus rares et plus petites vers la base des flagellums, m'a toujours empêché de voir distinctement les vacuoles contractiles, qu'on a observées chez toutes les *Volvocacées*.

Nous arrivons maintenant à l'hématochrome. Toutes les grosses zoospores ont le corps uniformément imprégné par ce pigment dont la couleur, plus ou moins foncée, est généralement rouge rouille, rouge brique, rouge ponceau. Quand l'hématochrome est moins abondant, les zoospores revêtent une nuance miel ou ambre; plus rarement la couleur des grosses zoospores est vert-jaunâtre. L'hématochrome imprègne généralement toute la masse du corps, sauf la papille antérieure et une faible portion du cytoplasma situé sons cette papille (pl. VIII, fig. 11, 12, 32, 33 etc.).

[1] Comparer par exemple les fig. 1—8 aux fig. 11—20 de la planche VI.

Les granules qui entourent le noyau possèdent toujours une couleur plus foncée que le reste du corps.

A côté des zoospores à hématochrome on trouve d'autres, plus petites (pl. VIII, fig. 5, 6, 7, 8, 28, 29), qui en sont dépourvues, mais qui ont la même structure que les grosses zoospores. Chez les petites zoospores le chromatophore est vert de chlorophylle et le cytoplasma antérieur incolore. Les granules arrondis, qui entourent le noyau, ne manquent non plus chez les individus verts; mais ces granules sont d'un gris foncé.

D'une manière générale, on peut dire que dans les individus petits et jeunes le vert est en prédominance, tandisque les exemplaires de grande taille et âgés revêtent une nuance rougeâtre plus ou moins foncée.

La couleur rougeâtre des zoospores est en rapport avec la concentration de l'eau salée. J'avais apporté de Lacul-Sarat deux bocaux avec des *Dunaliella*. Dans l'un j'ai laissé l'eau concentrée, dans l'autre j'ai ajouté un tiers d'eau douce. Au bout de quelques jours, j'ai observé que tandisque l'eau concentrée avait gardé une couleur rougeâtre, l'eau diluée était devenue vert-jaunâtre. P. Bujor, qui a trouvé cette *Volvocacée* aussi bien dans le Lacul-Sarat que dans le Tékir-ghiol, rapporte[1]) que la couleur des zoospores est jauneverdâtre dans le Tékir-ghiol, tandisque dans le Lacul-Sarat elle passe du jaune-verdâtre au rougeâtre; or l'eau de ce dernier lac est toujours plus concentrée que celle du premier. Déja les anciennes observations de Joly montrent que „le degré de concentration des eaux, exerce une grande influence relativement à la coloration de ces petits animaux: ainsi quand le liquide indiquait 29° de salure, il était rouge foncé; les monades étaient moins rouges, quand le liquide n'indiquait que 20°; les eaux qui marquaient 17° seulement, étaient légérement colorées en rouge"[2]).

Le stigma ou point oculiforme de couleur rouge, existe chez le *Dunaliella*, mais ce n'est que chez les zoospores dépourvues d'hématochrome qu'il est visible; il est situé à côté du noyau ou un peu vers la partie antérieure (pl. VIII, fig. 6, 8, 23, 27 a); mais même chez les individus verts, le stigma n'est pas évident, quand la partie antérieure du corps contient un trop grand nombre granules.

A propos de la couleur des zoopores, Joly[3]) s'exprime ainsi: „incolore chez les très jeunes individus, verdâtre chez ceux qui sont un peu plus avancés, d'un rouge ponceau chez les adultes". Blanchard[4]) écrit de même que „parmi ces myriades d'animalcules rouges, on en distingue quelques-uns qui sont de forme identique, mais plus petits et incolores, ou présentent plutôt un ou deux globules d'un vert-clair au sein de la masse protoplasmique. Ces individus incolores représentent l'état jeune des

[1]) l. c. pag. 19 et 30.
[2]) l. c. pag. 273.
[3]) l. c. pag. 272.
[4]) Blanchard, R., Résultats d'une excursion zoologique en Algérie. (Mémoires de la soc. zool. de France. 1891. p. 243.)

animalcules rouges." Moi je n'ai jamais vu de zoospores incolores. Geleznow ne parle non plus que des individus verts ou rougeâtres.

Les zoospores rougeâtres et les zoospores vertes, telles que je viens de les décrire, appartiennent, sans contredit, à la même espèce. Cela résulte non seulement de la structure et de la forme du corps, mais encore de la manière dont elles se multiplient.

Dimensions du corps. — Chez les individus adultes, colorés par l'hématochrome et observés dans l'eau normalement concentrée, la longueur du corps varie de 16 μ à 24 μ et le diamètre transversal de 9,5 μ à 13,3 μ. Mais j'ai vu souvent des zoospores âgées, qui se trouvaient probablement dans des conditions impropres à la division et chez lesquelles la longueur pouvait atteindre 16 μ et la largeur 17 μ. Une fois, un individu à peu près sphérique (fig. 4), mesurait 28.5 μ en longueur et 26.5 μ en largeur. Mais quand le corps se difforme à cause de la concentration de l'eau, ces dimensions changent; ainsi quand la zoospore s'allonge et s'amincit vers son milieu (pl. VIII, fig. 11, 12), la longueur augmente considérablement et varie entre 26 μ et 38 μ, tandisque la largeur diminue et varie entre 5 μ et 9.5 μ. Si le corps s'arrondit, son diamètre est, généralement, de 14 μ à 20 μ. Dans les zoospores jeunes et vertes les dimensions peuvent descendre à 13.3 μ en longueur et 6.3 μ en largeur.

Division du corps. — On sait que les zoospores de presque toutes les Volvocacées se divisent après avoir passé d'abord à l'état de repos et que la division a lieu à l'intérieur de la membrane qui fonctionne comme sporange. Klebs[1]) dit à propos du *Chlamydomonas media*: die Teilung geschieht, wie bei den meisten anderen Arten, in der Ruhe; d'où il résulterait qu'il y a des espèces, qui sont mobiles durant le division. Je ne sais pas à quelle espèce de *Chlamydomonas* fait allusion Klebs. D'ailleurs on ne connaît que peu de Volvocinées, dont les cellules se divisent, pendant que les flagellums sont mobiles. Chodat[2]) dit avoir observé ce phénomène plusieurs fois dans les genres *Gonium*, *Eudorina* et *Brachiomonas* et Dangeard[3]) chez le *Chlorogonium*. J'ai constaté moi-même cela chez le *Brachiomonas*. Dans les genres *Gonium* et *Eudorina* le phénomène n'est qu' exceptionnel, tandisque dans le *Brachiomonas*, d'après mes observations, c'est la règle. Il faut noter, cependant, que chez les genres cités précédemment, la division a toujours à l'intérieur de la membrane.

Dans le genre *Dunaliella* les cellules sont toujours mobiles pendant la division; l'énergie, avec laquelle la zoospore se déplace, ne diminue pas tant que dure la multiplication, qui est ici une bipartition. Je n'ai jamais vu la bipartition s'effectuant

1) Klebs, G., Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 1896. p. 426.

2) Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. 1902. p. 14.

3) Dangeard, P., Mémoire sur les Chlamydomonadinées. (Botaniste. 6e Série. 1888. p. 94.)

à l'état de repos. De plus, je ne connais pas un état de repos chez le *Dunaliella*; sans doute, cette phase ne peut pas manquer, mais dans les conditions où se trouvait l'algue, pendant que j'ai fait mes observations (à peu près un mois), je n'est jamais vu l'état de repos. Quand on laisse une goutte d'eau s'évaporer très lentement, pendant quelques jours, dans une chambre humide de Ranvier, les zoospores s'arrondissent, leur volume augmente et entre en destruction, sans prendre un état de repos. A ce point de vue le *Dunaliella* diffère beaucoup des autres Volvocacées, qui passent assez facilement à l'état immobile, en prenant une forme plus ou moins arrondie, et en s'enveloppant d'une membrane plus épaisse.

Chez le *Dunaliella* la bipartition intéresse toutes les parties du corps, y comprit l'enveloppe; la division s'effectue donc comme chez la plupart des Flagellées incolores[1]; cette division est toujours uniforme et longitudinale; je n'ai jamais observé que le plan de division soit oblique ou transversal. Qaund la bipartition commence, le corps s'arrondit d'abord plus ou moins (pl. VIII, fig. 32, 33), et le pyrénoïde s'allonge transversalement. Celui-ci ne disparaît jamais, comme cela arrive, par exemple, dans le *Chlamydomonas media*, d'après Klebs[2] et chez le *Chamydomonas tingens*, d'après Th. Frank[3]. Le corps de la zoospore s'élargit ensuite dans le sens transversal et commence à s'étrangler (pl. VIII, fig. 34); le pyrenoïde s'étrangle également vers son milieu (p. VIII, fig. 33, 34). La division paraît commencer généralement d'avant en arrière; du moins, dans les premières phases, l'échancrure m'a toujours semblé être plus prononcées à la partie antérieure qu' à la partie postérieure du corps (pl. VIII, fig. 34; pl. IX, fig. 1). Plus tard l'étranglement se fait tout au tour; à ce moment le pyrénoïde est divisé en deux (pl. IX, fig. 2, 3). En ce qui concerne le noyau, je n'ai pu suivre sa division que très rarement, à cause des grosses granulations, qui remplissent la partie antérieure du corps; la division du noyau suit probablement une marche parallèle à celle du corps du chromatophore et du pyrénoïde; mais quelquefois la division du noyau paraît devancer celle du pyrénoïde (pl. IX, fig. 1).

L'étranglement du corps devient de plus en plus profond et chaque moitié prend avec elle un pyrénoïde, un noyau, un chromatophore et un des deux flagellums (pl. IX, fig. 4, 5, 6); à la fin les deux moitiés de la cellule ne restent unies que par un pont très court (pl. IX, fig. 7), qui se rompt d'autant plus vite, que le mouvement de la zoospore est plus énergique; avant de se rompre, ce pont mince s'allonge, parfois, un peu, de sorte que le groupe prend l'aspect d'un haltère dont la tige, qui réunit les deux boules est très courte. Quand la bipartition est en

[1] Senn. Flagellata. (Engler u. Prantl. Nat. Pflanzenfam. I. 1a. p. 105.)

[2] Klebs. G., l. c., p. 426.

[3] Frank, Th., Kulturversuche und chemische Reizerscheinungen der *Chlamydomonas tingens*. (Bot. Zeitung. Bd. 62. 1904. p. 155.)

pleine activité, on voit se promener, dans la préparation microscopique, parmi les autres zoospores, des nombreuses haltères semblables. Le second flagellum commence à se former soit avant la séparation complète des deux moitiés (pl. IX, fig. 10), soit après (pl. IX, fig. 8, 9). Parfois, au moment de leur séparation, chaque nouvelle zoospore possède deux flagellums également longs et alors elles peuvent se déplacer facilement dans toutes les directions. Mais le plus souvent le nouveau flagellum est encore court, ou bien il n'a pas encore commencé à se former; dans ce cas chaque zoospores reste sur place et tourne autour de lui-même en frappant l'eau avec le long flagellum, tout comme une barque, quand on ne fait manoeuvrer que l'une des rames. Et comme les deux nouveaux zoospore ont les anciens flagellums dirigés en sens inverse, elles tournent en sens inverse (pl. IX, fig. 8, 9). Ce mouvement sur place continue jusqu' à ce que le nouveau flagellum soit assez long, pour permettre le déplacement des zoospores dans toutes les directions; elles s'éloignent alors l'une de l'autre.

Le mode de bipartition que je viens de décrire est général; cependant on observe parfois de petites exceptions. C'est ainsi que le zoospore peut commencer à se diviser avant que le corps se soit arrondi (pl. IX, fig. 1); il est même possible que parfois le corps ne s'arrondisse pas du tout pendant sa bipartition, car j'ai vu, très rarement, il est vrai, des formes comme celle, que j'ai représentée dans la fig. 5.

La bipartition s'effectue de la même manière chez les petites zoospores vertes, que chez les zoospores âgées et colorées par l'hématochrome.

La durée de la division est variable et paraît être en relation avec l'énergie du mouvement de la zoospore; les individus qui possèdent des mouvements énergiques, se séparent plus vite l'un de l'autre et au bout d'une demi-heure la division est généralement terminée; chez ces individus il est toujours pénible de suivre la bipartition au microscope. Pour pouvoir bien suivre toutes les phases de la division et surtout la manière dont se comportent les flagellums, il vaut mieux choisir des zoospores qui se déplacent faiblement, ce qui arrive aux individus qui nagent près des bords de la goutte d'eau. On trouve souvent des zoospores qui ne se déplacent pas, mais vibrent ou se balancent sans cesse sur place. Chez ces derniers individus la division peut durer jusqu' à 70 minutes; c'est ainsi que chez la zoospore représentée dans les figures 3—8, pl. IX, la bipartition a duré de midi 30 jusqu' à 1 heure 46.

Le phénomène de la bipartition s'observe toujours facilement; la meilleure méthode est de mettre une goutte d'eau, contenant des zoospores sur une lamelle porte-objet et de la renverser sur une chambre humide. Au bout de quelques temps, on observe parmi les zoospores, qui se trouvent sur les bords de la goutte d'eau, des nombreux individus en voie de bipartition.

Reproduction sexuée. — Pendant la durée de mes observations la fusion des gamètes a été très rare. Au commencement même, j'ai vainement cherché à obtenir quelques indications sur les phénomènes de reproduction et je croyais devoir renoncer à toute espérance, quand vers la fin de mes observations, j'ai vu apparaître quelques cas de copulation. D'ailleurs ces phénomènes ne se produisent qu' à de longs intervales chez les organismes inférieures et il est évident qu'ils demandent, pour s'effectuer, des conditions, que je n'ai pas pu déterminer pour le *Dunaliella*.

Le reproduction sexuelle a lieu au moyen de gamètes qui ne diffèrent guère, par leur constitution, des zoospores. Cependant, dans les quelques cas observés par moi, les gamètes étaient toujours pourvus d'hématochrome. Les deux gamètes sont égaux et leur fusion et totale; je vais décrire le cas le plus complet que j'ai pu observer (pl. IX, fig. 11—19). Comme le groupe était en mouvement et que le déplacement était très énergique, il m'a été impossible de voir ce que deviennent les flagellums de l'un des gamètes; c'est pourquoi je ne les représente pas sur mes figures. Les deux gamètes s'arrondissent plus au moins, pendant leur conjugaison, et dans le cas que je décris étaient disposés obliquement, l'un par rapport à l'autre. Le premier stade observé est celui de la figure 11: au commencement, il existe, entre les deux gamètes, une ligne de séparation plus foncée et très nette (pl. IX, fig. 11, 12, 13), qui disparaît dans les phases suivantes (pl. IX, fig. 14—19), et alors la présence des deux gamètes n'est montrée à l'extérieur que par un étranglement, qui devient de plus en plus faible. Ensuite l'étranglement disparaît et la zygote devient pyriforme (pl. IX, fig. 19); et chose étrange, en commençant par la phase représentée dans la fig. 15 (pl. IX), la zygote se déplacait, comme si elle n'avait eu que les deux flagellums que je représente dans mes figures. En effet, pendant la progression, c'est constamment l'extrémité pointue de la zygote qu' était dirigée en avant. Pendant l'observation, qui a durée de 9 heures à 11 heures du matin, la natation en avant de la zygote, n'a été déterminée que par les flagellums représentés dans mes figures; l'autre gamète paraît avoir perdu ses flagellums. Arrivée dans la phase representée dans la figure 19 (pl. IX), les mouvements de la zygote étaient devenus très énergiques, de sorte qu'il m'a été impossible de la poursuivre et je l'ai perdue de vue.

Je n'ai pu observer des phases plus avancées de la zygote, mais, d'après toutes les probabilités, elle continue ses mouvements et se comporte ensuite comme une zoospore ordinaire. Si cela est vrai, ce serait alors le seul cas connu jusqu' à présent d'une zygote, provenant de l'union de deux gamètes mobiles, qui dans les conditions favorables de vie, ne passerait pas à l'état de repos. Mais ceci n'est qu'une conjecture, que je ne puis appuyer que sur des observations encore incomplètes.

Les gamètes peuvent se disposer, pendant laf usion, plus ou moins parallèlement (pl. IX, fig. 20, 21, 22, 23), ou bien la fusion commence par les parties latéro-postérieures (fig. 1, 2), ou même par les extrémités postérieures (fig. 3). Les gamètes sont généralement de même grandeur, mais il paraît que l'union peut avoir lieu aussi entre gamètes de tailles différentes (pl. IX, fig. 21—23).

Le difficulté d'observer la formation de la zygote, réside dans le fait que le groupe se déplace très rapidement: ce n' est que par moments qu'il s'arrête et vibre sur place: d'autre part

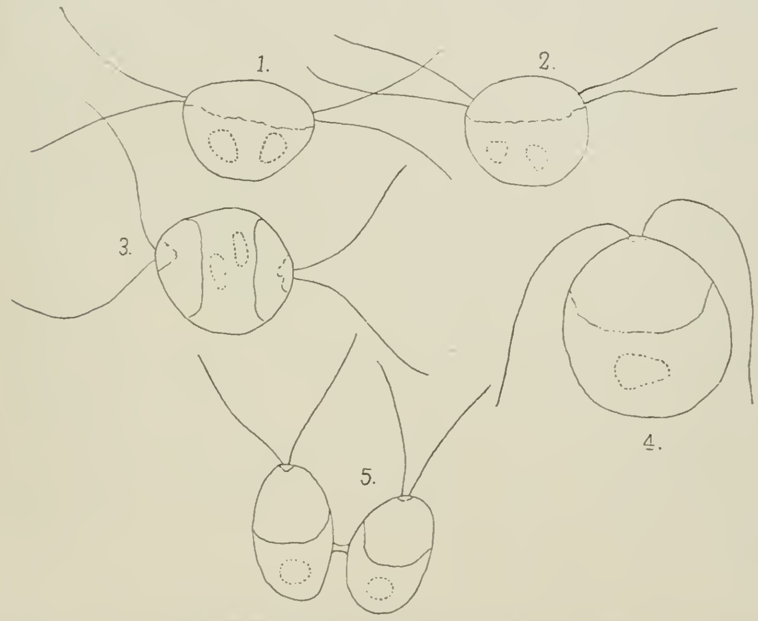



Fig. 1—5. (Groß. env. 850). 1 et 2, deux gamètes qui fusionnent par leurs parties latéropostérieures: 3, deux gamètes qui fusionnent par les bouts postérieurs: 4, große zoospore presque arrondie: 5, bipartition d'une zoospore sans arrondissement, les deux nouvelles cellules possèdent des flagellums avant leur séparation complète.

la durée de la fusion est généralement longue, de sorte qu'il est très difficile de poursuivre la zygote, au microscope, sans la perdre de vue, surtout dans les phases finales, où elle commence à prendre une forme plus allongée.

J'ai vu souvent des gamètes en état de copulation, pendant que le groupe, pourvu de deux paires de flagellums restait sur place et se trouvait en état de vibration continue: dans ce cas, une autre difficulté empêche d'observer la copulation: la fusion n'avance que très faiblement, le corps de la zygote s'arrondit plus ou moins, les 2 pyrenoïdes restent séparés et les deux paires de flagellums persistent. La zygote peut rester dans cet état pendant plusieurs jours, jusqu' à ce que la goutte d'eau s'éva-

porant, le corps s'affaisse et se désorganise peu à peu, sans s'entourer d'une enveloppe et passer à l'état de repos. C'est ainsi que les zygotes représentées dans les figures 2 et 3, sont restées dans cet état pendant 3 jours et demi.

Telles sont les observations que j'ai pu faire sur le *Dunaliella*; de ce qui précède il résulte:

Que le corps de cet organisme diffère nettement, par sa constitution, de celui du genre *Chlamydomonas*.

Les zoospores sont dépourvues de membrane cellulosique; celle-ci est représentée par une enveloppe qui possède une certaine souplesse et une certaine extensibilité, qui permet au corps de pendre des formes assez variées, suivant la concentration de de l'eau. A ce point de vue, le genre *Dunaliella* diffère totalement de toutes les espèces de *Chlamydomonas* et se rapproche des genres *Pyramymonas* et *Polyblepharides*, dont le corps est doué d'une certaine métabolie [1]).

Les zoospores se divisent pendant la marche et cette division est totale, c'est-à-dire qu' elle intéresse toutes les parties du corps, y compris l'enveloppe cellulaire; donc il n'ya pas de sporange. Par ce mode de multiplication, le *Dunaliella* diffère non seulement des toutes les espèces de *Chlamydomonas*, mais encore des autres Volvocinées. A ce point de vue c'est encore des Gymnomonadées (Polyblépharidées) que le *Dunaliella* se rapproche: il ressemble au *Polyblepharides*, mais surtout au *Pyramimonas*, dont la cellule se divise longitudinalement et totalement pendant la marche. Chez ce dernier genre, tout comme dans le *Dunaliella* les flagellums sont dévolus par moitié aux nouvelles cellules, sur lesquelles des nouveaux flagellums apparaissent encore, pour compléter leur nombre habituel. La bipartition pendant la marche est aussi commune chez la plupart des Flagellées incolores.

Il n'y a pas non plus des gamétosporanges chez le *Dunaliella*: les gamètes se forment par bipartition, comme les zoospores ordinaires et ont la même constitution que celles-ci. Les deux gamètes qui fusionnent se ressemblent et se comportent de la même manière. De plus, pendant leur union, le groupe formé par les gamètes continue les mouvements avec la même énergie, que les zoospores ordinaires. A ce point de vue le genre *Dunaliella* ne ressemble non plus aux autres Valvocinées; chez celles-ci, pendant la fusion, le groupe de deux gamètes ne fait que se balancer sur place, jusqu' à ce que les flagellums disparaissent complètement. Il est même probable, mais je ne saurais l'affirmer avec certitude, car à ce point de vue mes observation sont encore incomplète, il est même probable dis-je, que la zygote formée continue ses mouvements, et se comporte comme une

[1]) Dangeard, P., Recherches sur les algues inférieures. (Ann. d. sc. nat. Bot. 7e série. T. 7. 1888. p. 154 et Mémoire sur les Algues. (Botaniste, 1ère Série. 1889. p. 137.) — Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. 1902. p. 155.) — Dill, O., Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 28. 1895. p. 342.)

zoospore ordinaire, sans passer, dans les conditions favorables de vie, par un état immobile préalable, si caractéristique pour les zygotes de toutes les algues.

Un trait caractéristique pour le *Dunaliella*, c'est l'odeur agréable de violette qu'il exale; ce fait a été mentionné par la plupart des naturalistes, qui ont eu l'occasion d'observer cette algue[1]; cette odeur ressemble beaucoup à celle des gozons de *Trentepohlia aurea* humectés et a. certainement, pour cause la présence de l'hématochrome.

Après les considérations qui viennent d'être développées dans le cours de ce travail voyons si l'algue, que nous avons étudiée, peut être identifiée à celle de Joly. Je repète ici, ce que j'ai dit au commencement de ce travail, qu'aucun des naturalistes, qui ont vu le „*Monas Dunalii*“, ne nous a donné une description complète de cette espèce. Jusqu' à présent, c'est toujours l'ancienne description de Joly et ses figures, qui ont le plus de valeur. Les figures de Joly[2], quoique trop petites, nous représentent assez fidèlement la forme normale du corps, la couleur du contenu, la disposition et la longueur des cils. En comparant les figures de Joly aux miennes, on voit très bien que nous avons à faire avec le même organisme. C'est ainsi que la figure 5b représente des individus petits et verts, comparables à ceux de mes figures 5, 6, 7, 8 (pl. VI), tandisque la figure 5c de Joly représente des zoospores à hématochrome, comparables à celles qu' on voit dans mes figures 1—4 (pl. VI). Sur la forme du corps, Joly s'exprime comme suit: „corps ovale ou oblong, souvent étranglé dans son milieu, quelquefois cylindrique: incolore chez les très jeunes individus, verdâtre chez ceux qui sont un peu plus avancés, d'un rouge ponceau chez les adultes. Bouche en forme de prolongement conique, rétractile, d'un blanc hyalin. Deux trompes flagelliformes plus longues que le corps, situées sur les côtés de la bouche. Corps rempli d'un nombre variable de globules verts ou rouges...... servant probablement à perpétuer son espèce.“

Nous avons vu que les individus qui commencent à périr, s'arrondissent d'abord, ensuite l'enveloppe éclate et laisse sortir les granules qui entourent le noyau. Joly dit à propos de ces individus[3]: „Ceux qui ont succombé ou qui sont très malades, ont pris une forme globuleuse“. Les phases par lesquelles passent les zoospores qui se désorganisent, sont représentées dans les fig. 5d, 6a et 6b, pl. 8, de Joly.

L'algue des lacs salés de la Russie méridionale est également identique avec la mienne et avec celle de Joly. Les descriptions de Geleznow sont, il est vrai, si incomplètes et ses figures si mauvaises, qu' on croirait, à première vue, que cet auteur à eu sous les yeux deux espèces différentes. D'ailleurs Geleznow n'a

---

[1]) Dunal, Joly, Geleznow, l. c.
[2]) l. c., pl. 8, fig. 5.
[3]) l. c., pag. 273.

pas vu les zoospores à hématochrome, et cela: „weil vielleicht zur Zeit meines Besuchs, dit l'auteur, dieselben schon in ruhende Formen verwandelt hatten". D'autre part il est probable que le matériel, récolté par Geleznow, a été trop endommagé pendant le transport de Crimée à St. Péterbourg. Malgré cela, on reconnaît dans l'organisme examiné par Geleznow le *Dunaliella*. La forme générale et normale du corps est représentée dans les figures 15 et 16 (pl. XVII) de Geleznow. Wille fait probablement allusion aux figures 15, 16 et 17 de Geleznow, quand il dit que: nach den Zeichnungen zu urteilen, sind hier wenigstens zwei Arten von *Chlamydomonas* zusammengemischt. En réalité les figures 15 et 16 représentent des zoospores allongées, tandisque dans la fig. 17 on voit une zoospore qui se trouvait probablement dans des mauvaises conditions, car Geleznow dit à propos de cette zoospore: eine runde Zoospore, die sich schwach bewegt.

Dans les figures 1—12, Geleznow ne représentent que des individus morts ou en voie de succomber.

La diagnose du nouveau genre peut être donnée de la façon suivante:

***Dunaliella***[1] n. g.

Zoospores vivant insolées, de forme généralement allongée-ellipsoïde ou cylindrique; souvent plus ou moins étranglée vers le milieu; **corps possédant des propriétés faiblement métaboliques** et devenant sphérique dans l'eau salée très diluée; **enveloppe** mince, lisse, **dépourvue de cellulose,** entourant directement le protoplasma, **extensible et suivant les changements de forme du corps; deux longs flagellums** dépassant en longueur le corps tout entier; chromatophore en forme de cloche, coloré en vert; hématochrome inprégnant non seulement le chromatophore mais encore le corps tout entier des individus âgés; pyrénoïde gros, entouré par une amylosphère; noyau vers le milieu du corps; un point oculaire rouge, allongé, situé au niveau du noyau, **multiplication pendant la marche par division longitudinale en deux individus;** reproduction sexuelle par l'union, pendant la marche, de deux gamètes égaux ou à peu près égaux; zygote ne passant pas (?) à l'état de repos dans les conditions favorables de vie; aplanosplores?

Le genre ne comprends qu' une seule espèce:

*Dunaliella salina.* Caractères du genre. Longueur des zoospores âgées à hématochrome 16 $\mu$ à 24 $\mu$ (— 28 $\mu$), épaisseur 9,5 $\mu$ à 13,3 $\mu$; longueur minima des zoospores vertes 13,3 $\mu$, épaisseur minima des mêmes 6,3 $\mu$.

**Synonimie.** *Haematococcus salinus* Dunal 1838, l. c., p. 174. — *Protococcus salinus* Dunal, 1838, l. c., p. 173; Geleznow, 1872, l. c., p. 560, tab. XVII, fig. 1—18. — *Monas Dunalli* Joly,

---

[1]) à Michel Felix Dunal (1789—1856), professeur de Botanique à Montpellier.

1840. l. c., p. 273, tab. VIII, fig. 5 et 6: Saville Kent, 1880, l. c., p. 241; Butschinsky, 1897, l. c., p. 196. — *Diselmis Dunalii* Dujardin, 1841, l. c., p. 344. — *Chlamydomonas Dunalii* Cohn, 1865, l. c., p. 97; Blanchard, 1891, l. c., p. 243; Bujor, 1900, l. c., p. 19 et 30. — *Sphaerella lacustris* var. *Dunalii* Hansg., 1886, l. c., p. 106.

Exclude:

*Protococcus atlanticus* Montagne, note sur un nouveau fait de coloration des eaux de la mer par une algue microscopique. (Comptes rendus de l'acad. des sciences. 16. Nov. 1846; Ann. des sc. nat., Bot. 3. Série T. 6, p. 263; Sylloge Cryptogamarum. 1856. p. 470.)

*Protococcus marinus* Kuetzing, Phyc. gener., 1843, p. 169; Tab. phyc., II, 1845, pag. 2, tab. 2; Spec. alg., 1849, p. 205.

*Diselmis marina* Dujardin, Histoire nat. des Zoophytes, Infusoires 1841, pag. 343.

**Habitat.** Marais salants méditerranéens du midi de la France (Dunal, Turpin, Joly, Dujardin): marais salants de Temacin dans le Sahara (Blanchard); le lac salée Sak en Crimée (Geleznow); le lac salé limane Kujalnitzky aux environs d'Odessa (Butschinsky): le Lacul-Sarat et le Tékir-ghiol en Roumanie.

A rechercher dans tous les lacs et marais salés des régions méditerranénnes et pontique.

**Afinités.** On ne saurait ranger l'organisme que je viens d'étudier dans la famille des Chlamydomonadées; l'absence d'une membrane cellulosique et son mode de développement permettent de le placer avec certitude dans les Polyblépharidées (Gymnomonadées) à côté de *Polyblepharides*, *Pyramimonas* et *Chloraster*, où le genre *Dunaliella* sera le représentant du type à deux flagellums.

* * *

Avant de finir je tiens à remercier monsieur le professeur N. Wille de Christiania, qui a bien voulu se donner la peine de lire le manuscrit de ce travail, pour les conseils qu'il m'a donnés.

## Explication des planches.

Grossissement des figures 1000 fois environs; pour gagner de l'espace sur la planche, on n'a pas toujours représenté les flagellums des zoospores.

### Planche VIII.

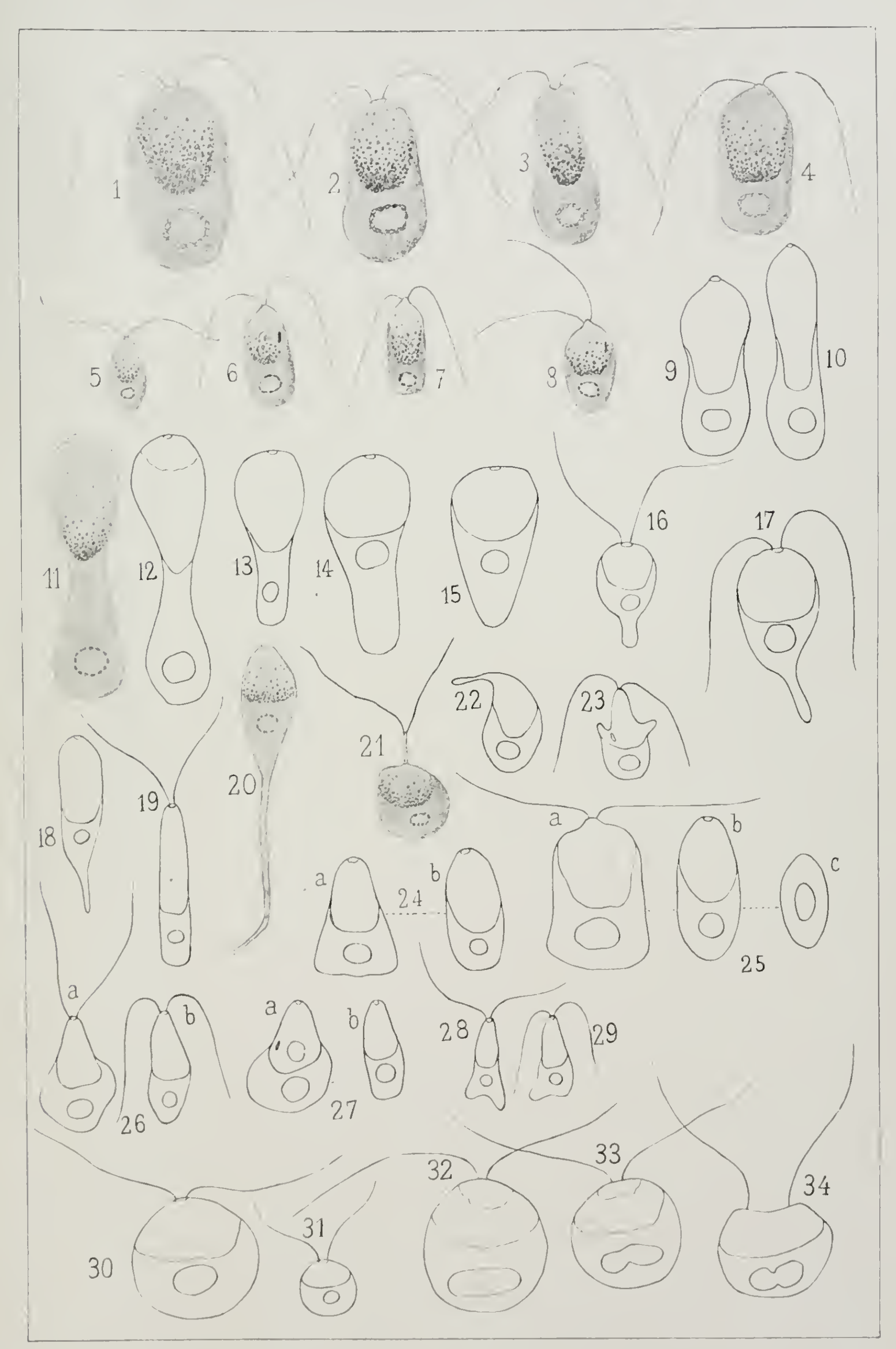
Fig. 1 à 4. — Formes normales des zoospores à hématochrome, observées dans l'eau salée suffisamment concentrée.

Fig. 5 à 8. — Formes normales des zoospores vertes, observées dans les même conditions.

Fig. 9 à 29. — Formes variées que prennent les zoospores dans une goutte d'eau salée, qui se concentre de plus en plus par évaporation.
Fig. 30 et 31. — Formes sphériques que prennent les zoospores quand on dilue l'eau salée.
Fig. 32 à 34. — Commencement de bipartition des zoospores.

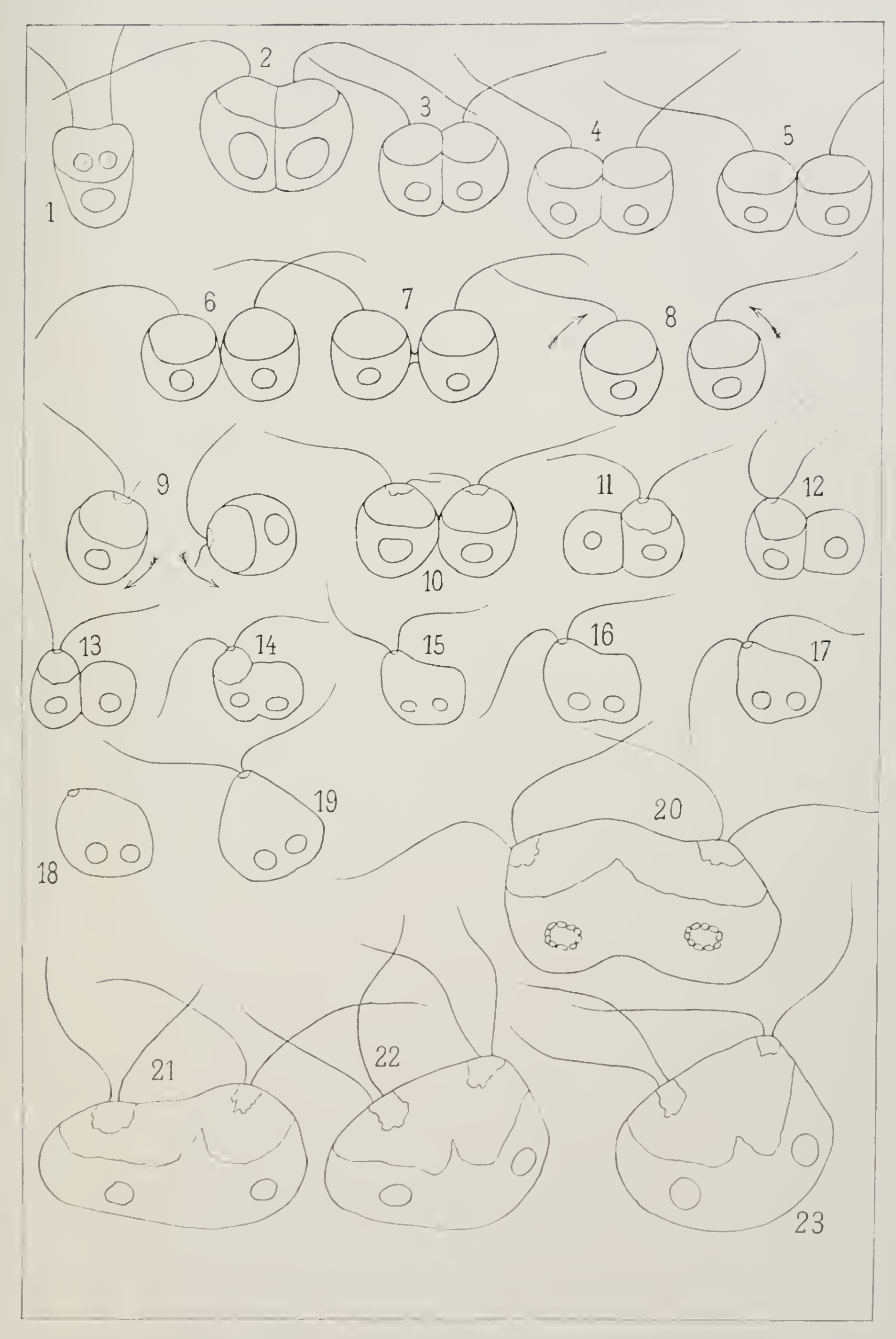
**Planche IX.**

Fig. 1 à 7. — Phases successives de la bipartition.
Fig. 8. — Bipartition achevée; les deux nouvelles zoospores, qui ne possèdent chacune qu' un seul flagellum, tournent sur place en sens inverse.
Fig. 9. — Le second flagellum commence à se former; les zoospores tournent encore sur place.
Fig. 10. — Bipartition à peu près achevée d'une zoospore; le second flagellum des nouvelles zoospores commence à se former avant leur séparation complète.
Fig. 11 à 19. — Phases successives de l'union des gamètes, disposés un peu obliquement l'un par rapport à l'autre; on n'a représenté sur les figures que les flagellums de l'un des deux gamètes.
Fig. 20. — Fusion de deux gamètes disposés à peu près parallèlement.
Fig. 21 à 23. — Phases successives de la fusion de deux gamètes inégaux.




Teodoresco. Verlag von **Georg Thieme** in Leipzig.




1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23



# Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporeenblätter und zur Kenntnis der Verkieselungen.

Von

**Siegmund Kaphahn**

aus Altenburg.

Mit Tafel X—XI.

## Vorwort.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich Herrn Geh. Hofrat Professor Dr. Pfitzer, außerdem auch den größten Teil des Materials, welches derselbe mir aus dem Heidelberger Herbar zur Verfügung stellte. Einen andern Teil erhielt ich aus dem Niederländischen „Rijksherbar“ zu Leiden, wofür ich Herrn Prof. Dr. Janse meinen besten Dank sage, und ferner übersandte mir Herr Prof. Dr. Gilg eine Anzahl Arten aus dem Botanischen Museum zu Berlin, wofür ich auch diesem Herrn und der Direktion des Museums sehr verbunden bin.

Den Text gedenke ich in der Weise einzuteilen, daß ich jede Gattung für sich, die einzelnen Arten aber gemeinsam bespreche, am Schluß der Arbeit gebe ich eine Übersicht über die hauptsächlichen Resultate meiner Untersuchungen.

Wenn ich mit dieser Arbeit Erfolg hatte, so habe ich das in erster Linie der ausgezeichneten Belehrung und Anleitung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimen Hofrat Pfitzer, zuzuschreiben, weshalb ich demselben an dieser Stelle noch speziell meinen tiefgefühlten Dank ausspreche.

## Einleitung.

Mit der Blattanatomie der *Cyperaceen* hat sich zuerst Duval-Jouve[1]) eingehender beschäftigt. Er zeigt uns, daß die Blätter der von ihm untersuchten, in Frankreich vorkommenden *Cyperus*-arten dorsiventral gebaut sind und meist eine mehr oder weniger vorspringende Mittelrippe besitzen. Die obere Epidermis wird häufig von besonders großen Zellen gebildet, welche er „cellules bulliformes“ nennt. Diese Zellen können die Hälfte des Dickendurchmessers des ganzen Blattes einnehmen. Das Assimilations-

[1]) Duval-Jouve, „Etude histotaxique des Cyperus de France“. (Mém. de l'académie de Montpellier. Sciences. T. VIII. 1872. p. 347ff.)

gewebe ist nicht immer in Palissaden- und Schwammparenchym geschieden, in vielen Fällen zylinderförmig um die Gefäßbündel angeordnet und nicht selten in regelmäßigen Abständen von großen Luftlücken unterbrochen, in welchen Diaphragmen vorkommen. Die Gefäßbündel sind kollateral, von elliptischem oder verkehrt eiförmigem, die kleineren von rundlichem Querschnitt und führen meist zwei (bisweilen vier) größere Gefäße.

Auf eine eigentümliche Erscheinung macht Duval-Jouve zuerst aufmerksam, auf die „cellules à fond conique".[1]) In Epidermiszellen über subepidermalen Rippen fand er kegelartige, ins Zellinnere vorspringende Verdickungen der Basalwände. Diese Erscheinung beobachtete er bei einer großen Anzahl von *Cyperaceen*, im ganzen 57 Arten, während er sie bei den verwandten Familien vergeblich suchte. Er spricht daher die Vermutung aus, daß diese Kegelpapillen für die Familie der *Cyperaceen* charakteristisch sein könnten.

Im übrigen kommt er zu dem Resultat, daß die Blätter, wie auch die übrigen Organe der von ihm untersuchten Arten sehr verschiedenartig gebaut sind, weshalb er seiner Arbeit das Motto vorangestellt hat: „Un centimètre d'une partie quelconque, racine, rhizome, chaume, feuille suffit pour déterminer un *Cyperus*". Er stellt dann eine Einteilung der Blätter nach anatomischen Merkmalen auf.

Zingeler[2]) hat bei der Gattung *Carex* die Spaltöffnungen bearbeitet und schildert ihr Vorkommen und ihre Entwickelungsgeschichte. Ferner bespricht er die sog. „Kurzzellen", betreffs deren Erklärung er sich der Pfitzerschen Annahme anschließt — welche heute wohl allgemein als richtig erkannt ist — wonach dieselben nichts anderes sind, als Spaltöffnungs-Mutterzellen, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben sind.

Schwendener[3]) erwähnt in seinem „Mechanischen Princip" auch die *Cyperaceen*blätter. Sie gehören meist zum Typus III: „Einfache oder zusammengesetzte I-förmige Träger, obere und untere Blattseite miteinander verbindend". In einer späteren Arbeit[4]) schildert er den Bau der Spaltöffnungen bei den *Cyperaceen*. Dieselben liegen bald in der Fläche der übrigen Epidermiszellen, bald auch eingesenkt. Schließ- und Nebenzellen können verschiedene Formen zeigen.

Mazel[5]) gibt eine ausführliche Darstellung des anatomischen Baues der Blätter von *Carex*. Er sagt: „Il en est peu, parmi

---

[1]) Duval-Jouve, „Sur une forme de cellules épidermiques, qui paraissent propres aux *Cypéracées*". (Mém. de l'acad. de Montpellier T. VIII. 1872. p. 227 ff.)

[2]) Zingeler, C. Th.: „Die Spaltöffnuugen der *Carices*". Inaug.-Diss. Bonn. 1872.

[3]) Schwendener, S., „Das mechanische Prinzip im anatom. Bau der *Monocotyledonen*". Leipzig 1874. p. 43.

[4]) Derselbe, „Die Spaltöffnungen der *Gramineen* und *Cyperaceen*". (Sitz.-Bericht der Kgl. Pr. Akad. d. W. Berlin Bd. VI. 1889).

[5]) Mazel, A., „Etudes d'anatomie comparée sur les organes de végét. dans le genre *Carex*". Inaug.-Diss. Genève 1891.

les végétaux, qui présentent un système d'adaptions mécaniques, de protections naturelles contre les agents extérieurs plus complet, et plus interessant". Im allgemeinen sind die Blätter ähnlich gebaut, wie die von *Cyperus*: außerdem sind noch zahlreiche Einzelheiten beschrieben. Die von Duval-Jouve zuerst beobachteten, aber auf ihre chemische Beschaffenheit noch nicht untersuchten kegelartigen Membranverdickungen erkannte Mazel[1]) als aus Kieselsäure mit organischer Grundlage bestehend. Sodann erwähnt er als erster das Vorkommen von gerbstoffhaltigen Sekretzellen.

Bordet[2]) hat in demselben Jahre ebenfalls die anatomischen Verhältnisse der Gattung *Carex* bearbeitet. Er fand u. a. stets eine von großen Zellen (cellules bulliformes) gebildete obere Epidermis und gibt, wie Duval-Jouve bei *Cyperus*, eine Einteilung nach anatomischen Merkmalen der Blätter, doch bemerkt er im übrigen, daß bei *Carex* die Anatomie für die Systematik nicht verwendbar sei.

Als dritter hat Lemcke[3]) die *Carices* untersucht, doch hat er die Blattanatomie fast unberücksichtigt gelassen, da er zu wenig Unterschiede fand.

Es folgt dann eine Arbeit von Rikli[4]) über die *Scirpoideen*, in welcher derselbe sein Hauptaugenmerk auf das Vorkommen der Kegelpapillen und einer chlorophyllhaltigen intrafascikulären Parenchymscheide gerichtet hat; nach dem Vorhandensein oder Fehlen dieser letzteren teilt er die *Scirpoideen* in „*Chlorocyperaceae*" und „*Eucyperaceae*" ein. „Die Anpassungsfähigkeit des *Cyperaceen*blattes zeigt sich nicht sowohl in der großen Formenmannigfaltigkeit, als vielmehr im anatomischen Bau".

In einer größeren Reihe von kürzeren Arbeiten schildert Holm[5]) die Anatomie und Morphologie der *Cyperaceen*. Er hat ähnliche Befunde zutage gefördert, wie die früheren Autoren. Mehrfach beobachtete er stark ausgebildetes subepidermales oder zentrales Wassergewebe (gewöhnlich dann, wenn die Epidermis aus nicht sehr großen Zellen bestand) z. B. bei *Lipocarpha maculata* (a. a. O. 1899, Nr. 38 p. 178 Fig. 3). Außerdem bildet er verschiedene Kieselkörper ab, welche er bei einzelnen Arten auffand. Während Rikli den Mangel an Haargebilden beinahe in die Familiendiagnose aufnehmen möchte, begegnet man bei Holm fortwährend Ausdrücken wie: „hairs are common", „hairs are abundant", z. B. bei *Fuirena*-Arten (a. a. O. 1897, Nr. 19 p. 22).

[1]) Diese Kegel sind wohl im wesentlichen dasselbe, wie die von Pfitzer bei *Orchideen* aufgefundenen „Kieselhütchen".

[2]) Bordet, M., „Recherches anatomiques sur le genre *Carex*". (Rev. gén. de Bot. 1891. p. 57 ff.)

[3]) Lemcke, A., „Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Carex* Mich." Inaug.-Dissert. Königsberg 1892.

[4]) Rikli, M., „Beitr. zur vergl. Anat. der *Cyperaceen* mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide". (Pringsh. Jahrb. Bd. 27. 1895. p. 485 ff.)

[5]) Holm, Th., „Studies in the *Cyperaceae*". Ein Zyklus von Arbeiten in „American Journal of Science". 1895—1902.

Bei der Besprechung von *Carex Fraseri* hebt er den Mangel an Haargebilden als eine Ausnahme hervor: „Very characteristic of the epidermis is the total absence of epidermal expansions, such as hairs or thorns, which are so common in the other *Cyperaceae*". Im Gegensatz zu anderen Autoren ist Holm der Ansicht, daß das Blatt viel besser die Eigentümlichkeiten der einzelnen Spezies wiedergäbe als der Stengel „by its greater ability to varify".

Erwähnen will ich noch die Arbeit von Palla[1]): „Die Gattungen der mitteleuropäischen *Scirpoideen*" in welcher bestimmte anatomische Einzelheiten systematisch verwertet werden. Einen bei den „*Chlorocypereen*" vorkommenden, das Gefäßbündel (nächst der Schutzscheide) umschließenden „Assimilationskranz" betrachtet er als hervorgegangen aus der bei den „*Eucypereen*" vorhandenen zweiten farblosen Parenchymscheide.

Damit habe ich die hauptsächlichsten Arbeiten angeführt, welche sich mit der Anatomie der *Cyperaceen*blätter beschäftigt haben und will nun noch der Literatur über Verkieselungen eine kurze Besprechung widmen. Bei Kohl[2]) finden wir eine historische Übersicht der hauptsächlichsten Arbeiten über Verkieselungen. Er selbst gibt neben Abbildungen der verschiedensten Kieselkörper eine Aufzählung von Pflanzen, bei denen die Kieselsäure ausschließlich auf die Epidermis beschränkt ist, Mesophyll und Gefäßbündel also kieselfrei sind, sodann von solchen, bei denen Epidermis und Gefäßbündel gleichzeitig verkieselt angetroffen werden, und drittens von solchen, bei denen das Mesophyll des ganzen Blattes verkieselt ist. Nach Kohls Buch sind noch die Arbeiten von Grob[3]) und Küster[4]) erschienen. Aus dem von Grob Gesagten geht hervor, daß bei den *Gramineen* jede Art von Zellen in der Membran oder im Inhalt verkieseln kann, sowie daß auch intercelluläre Kieselkörper, besonders Ausgüsse von Intercellularen in der Nähe der Spaltöffnungen vorkommen. Er gibt ebenfalls zahlreiche Abbildungen von Kieselkörpern.

Küster bringt eine Darstellung der bei den *Chrysobalaneen* vorkommenden Kieselablagerungen; er konstatiert im übrigen, daß der Kieselgehalt innerhalb derselben Art wie auch bei demselben Individuum ein sehr schwankender sein kann.

Dasselbe kann man auch aus Wolffs[5]) Aschenanalysen ersehen. Von den dort angeführten *Cyperaceen* besitzt *Carex caespitosa* den höchsten Kieselgehalt mit 53,25 % der Reinasche.

---

[1]) Palla, E., „Die Gattungen der mitteleuropäischen *Scirpoideen*". (Allg. bot. Zeitschr. Karlsruhe 1900. No. 10ff.)

[2]) Kohl, F. G., „Anat.-physiol. Unters. d. Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze". Marburg 1889.

[3]) Grob, A., „Beitr. zur Anatomie der Epidermis der *Gramineen*blätter". (Bibl. botan. Stuttg. 1896.)

[4]) Küster, E., „Über die anat. Charaktere der *Chrysobalaneen*, insbes. ihre Kieselablagerungen". Inaug.-Diss. Cassel 1897.

[5]) Wolff, E., Aschenanalysen. Berlin 1871.

Daraus geht hervor, daß man ein etwa erhaltenes Glühskelett nicht als auch nur in der Hauptsache aus Kieselsäure bestehend betrachten darf, worauf übrigens schon von Mohl[1]) hingewiesen hat. Ich komme damit nun zu den Methoden, die Verkieselungen in Pflanzen nachzuweisen.

Bloßes Glühen ergibt wohl ein ungefähres Resultat bei Pflanzen, deren hoher Kieselgehalt notorisch ist (*Equisetum hiemale* bis zu 96 % der Reinasche, alte *Cauto*-Rinde bis 96,3 %); im übrigen ist es erforderlich, die sonstigen Aschenbestandteile vor dem Glühen zu entfernen. Von anderen Methoden ist wohl die von Sachs empfohlene, Glühen unter Zusatz von Schwefelsäure, zur Zeit die verbreitetste, und habe ich dieselbe hauptsächlich angewandt im Wechsel mit derjenigen, welche von Mohl einführte — vorheriges intensives Behandeln mit Schulzeschem Mazerationsgemisch, sodann Auswaschen und Glühen, welche mir fast noch besser erscheint. Schon dieser Autor wies 1861 auf die Notwendigkeit hin, bei Herstellung von Glühpräparaten vorher die organische Substanz und die störenden Alkalien und Erdalkalien zu entfernen, da sich im andern Falle, eine Art von „Glas" bildet. Hat sich erst einmal ein solches Glas durch Glühen von nicht vorbehandelten Pflanzenteilen (infolge Zusammenschmelzens der Kieselsäure mit den anderen Aschenbestandteilen) gebildet, dann bringt eine nachherige Behandlung mit Säuren keinen Erfolg (was ich durchaus bestätigen kann). Eine Methode, welche ebenfalls, jedoch (wie Kohl nachgewiesen hat) nur bei sehr starker Verkieselung mit Erfolg anwendbar ist, ist die Zerstörung mit Chromsäure; bei schwächerer Verkieselung verschwindet meist das Präparat vor den Augen des Beobachters, wie Kohl angibt und auch ich erfahren habe. Wenn man nun gar noch, wie Miliarakis[2]) empfiehlt, konzentrierte Schwefelsäure hinzufügt, sodaß die Zerstörung unter lebhaftem Aufbrausen vor sich geht, wird natürlich das Objekt um so eher auseinander gerissen; dafür sollen allerdings die sich absetzenden nicht zerstörten Teile aus reiner Kieselsäure bestehen. Eine andere Methode, welche es ermöglicht, auch kleine Mengen von Kieselsäure mikrochemisch zu erkennen, beschreibt Kohl; sie besteht in der Behandlung der Asche mit Fluorwasserstoffsäure (auf gefirnißtem Objektträger) wobei charakteristische Kristalle von Kieselfluornatrium (bezw. -Kalium) auftreten. Ich habe diese Methode nicht angewendet, da es mir nicht darauf ankam, so kleine Mengen Kieselsäure nachzuweisen.

Um von vornherein festzustellen, ob und welche Verkieselungen vorliegen und um diese auch ohne Glühen etc. aufs schärfste zu erkennen, haben die beiden bereits erwähnten Autoren Grob und Küster — wie Herr Prof. Solereder mir mitzuteilen die Freundlichkeit hatte, unabhängig voneinander —

[1]) v. Mohl, H., „Über das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen". (Bot. Ztg. 1861. pag. 200 ff.)

[2]) Miliarakis, Spyr., „Die Verkieselung lebender Elementarorgane bei den Pflanzen". Inaug.-Diss. Würzburg 1884.

eine Methode ausfindig gemacht, welche es gestattet, „die Kieseleinschlüsse in Verbindung mit den sie umhüllenden Gewebeteilen zu studieren". Sie beruht darauf, die Kieselkörper in einem Medium von geeignetem Brechungsexponenten zu untersuchen und besteht in dem Eintragen der Objekte in wässrige konzentrierte Phenollösung. Während die Verkieselungen in Glyzerin und Chloralhydratlösung fast unsichtbar sind, treten sie in der genannten Flüssigkeit „mit aller wünschenswerten Schärfe hervor"[1]. Auffallend ist nur, daß Grob angibt, die Verkieselungen erschienen „als dunkle Massen", während Küster sagt: „Die Kieselkörper und verkieselten Membranen fielen durch einen eigenartigen rötlichen oder bläulichen Glanz auf, der auch an den feinsten und nur schwach verkieselten Zellhäuten nicht fehlte". Er fährt dann fort: „Für die Diagnose sogenannter Kieselkörper und die Auffindung schwach verkieselter Membranen stellte sich gerade dieser rote Glanz später als ein zuverlässiges Hilfsmittel heraus". Beide Autoren sprechen dann noch über die Herstellung von Dauerpräparaten durch einfache Übertragung der Objekte aus dem Phenol in Xylol-Canadabalsam oder „Vosselers Terpentin", worin zwar die nicht verkieselten Zellmembranen undeutlich werden, die Verkieselungen jedoch, worauf es ja bei Herstellung dieser Präparate hauptsächlich ankommt, mit genügender Schärfe sichtbar bleiben.

Das wäre im wesentlichen, was an Historischem über die Anatomie der *Cyperaceen* und über die Verkieselungen hervorzuheben ist. Die hier nicht näher besprochenen Arbeiten finden sich an geeigneter Stelle im Text zitiert, und wird im übrigen auf das beigegebene Literaturverzeichnis verwiesen.

---

## *Oreobolus* R. Br.

Untersucht: *O. pumilio* R. Br., *O. obtusangulus* Gaudich.

### Allgemeines:

Die Blätter sind klein, lineal und besitzen eine nur an ihrer Basis geschlossene Scheide. Der Querschnitt des nadelähnlichen Blattes ist im unteren Teil des Blattes halbkreisförmig, mit konkaver Oberseite, nach der Blattspitze zu wölbt sich die Oberseite allmählich vor.

Während bei *O. pumilio* der Querschnitt bilateral symmetrisch ist, weicht bei *O. obtusangulus* die — von außen — linke Seite des Blattes, welche breiter ist als die rechte, in ihrem anatomischen Bau von der letzteren ab.

### Spezielles:

Die Epidermiszellen zeigen ganz verschiedene Formen. Von der Fläche gesehen, erscheinen dieselben bald rundlich und

[1]) Diese Methode wurde auch von Wieler (a. a. O. p. 146) mit Erfolg angewandt.

isodiametrisch, bald quadratisch, trapezähnlich oder von langgestreckter Rechteckform, bald auch spitz zulaufend oder von ganz unregelmäßiger Gestalt. Die über subepidermalen Rippen gelegenen Zellen sind länger als die andern und haben bei *O. obtusangulus* dünne gewellte Wände (Fig. 2), besonders ist auch, wie der Querschnitt zeigt, die Außenwandung dieser Zellen sehr dünn. Bei dieser Spezies unterscheiden sich die Zellen eines Mittelstreifens der Oberseite noch dadurch von den übrigen Epidermiszellen, daß sie größer, besonders auch höher sind und keine Spaltöffnungen aufweisen. Die Außenwand der Epidermiszellen — mit Ausnahme der bei *O. obtusangulus* erwähnten — ist ungewöhnlich dick, zeigt jedoch stellenweise Einschlitzungen bezw. weniger verdickte Zellen (Fig. 5). Die Entstehung dieser „Scheinporen" hat Ambronn[1]) genauer beschrieben). Die Radialwände sind an der Peripherie ebenso stark wie die Außenwände, werden jedoch nach innen zu dünner und besitzen wirkliche Poren, die Basalwände sind unverdickt.

Der Blattrand ist mit kleinen, einzelligen, nach oben gerichteten Zähnen besetzt.

Spaltöffnungen finden sich bei *O. pumilio* auf Ober- und Unterseite des Blattes, bei *O. obtusangulus* nur an der Oberseite und in zwei Randstreifen der Unterseite. Sie entsprechen dem Typus, wie ihn u. a. Mazel[2]) für *Carex* gezeichnet hat und liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen. Auf dem Flächenschnitt bilden die Spaltöffnungen, wenn auch nicht immer ganz regelmäßig, Schrägzeilen (Fig. 1).

Eine eigentümliche Form von Epidermiszellen erwähne ich erst hier, es sind das jene „Kurzzellen", welche u. a. Zingeler[3]) beschrieben hat. Betreffs ihrer Deutung siehe Einleitung S. 234. Wir finden sie auf Fig. 5, und zwar immer da, wo man eine Spaltöffnung erwarten sollte.

Das Mesophyll ist nicht in Palissaden- und Schwammparenchym geschieden. Überhaupt zeigen die Zellen wenig Neigung, sich senkrecht zur Blattfläche zu strecken, vielmehr sind sie auf dem Querschnitt fast durchweg rundlich bis elliptisch, wenn auch an Größe sehr verschieden. Im Zentralgewebe finden sich Zellen, welche, farblos und ohne erkennbaren Inhalt, die 8—10 fache Größe der übrigen Mesophyllzellen erreichen. Einige mit gelblichem Inhalt versehene Zellen zeichnen sich durch besondere Größe aus: sie führen, wie die Eisenreaktion ergibt, Gerbsäure, eine bei den *Cyperaceen* sehr häufige Erscheinung. Auf dem Längsschnitt zeigen die Zellen ganz verschiedene Formen und noch bedeutendere Größenunterschiede. Die farblosen Zellen erscheinen als große Blasen, etwa doppelt so lang als breit. Die Assimilationszellen dagegen besitzen eine eigentümliche sanduhrähnliche Gestalt und lassen infolge ihrer

[1]) Ambronn, H., „Über Poren in Außenwänden von Epidermiszellen", (Pringsh. Jahrb. Bd. XIV. p. 83ff.)

[2]) a. a. O. Taf. 1, Fig. 12.

[3]) a. a. O. S. 14.

Einschnürungen große Hohlräume zwischen sich. Zwischen beiden Zellformen gibt es Übergänge.

An mechanischen Elementen finden wir an der Oberseite zwei subepidermale Rippen, welche bei *O. pumilio* in den Blattecken, bei *O. obtusangulus* jedoch nach der Mitte zu liegen, sowie eine mediane Rippe, welche tiefer in das Blattinnere hineinragt. An der Unterseite haben wir drei größere gefäßbündelführende Rippen, von denen die mittlere, stärkste der Medianrippe der Oberseite genau gegenüber liegt und sich mit dieser nach oben zu, und zwar bei *O. obtusangulus* eher als bei *O. pumilio* zu einem starken I-Träger vereinigt. In der Anordnung der Sklerenchymfasern kann man nach dem Blattrand zu oft deutliche Längsreihen — senkrecht zur Oberfläche — nach innen zu oft kranzförmige Gruppierung um eine etwas dickere Faser beobachten.

Drei Haupt-Gefäßbündel finden sich bei beiden Arten eingebettet in die subepidermalen Rippen der Blattunterseite, außerdem ist an den Seiten noch je ein kleineres mit nur schwachem Sklerenchymbelag vorhanden. *O. obtusangulus* scheint auf den ersten Blick nur auf einer Seite ein solches Bündel zweiter Ordnung zu besitzen, jedoch ein weiter unten, etwa in der Gegend des interkalaren Wachstums geführter Querschnitt zeigt, daß auch auf der anderen Seite ein solches Bündel sich befindet, welches nur nach oben hin aufhört.

Das Gefäßbündel selbst ist kollateral, von rundlich-elliptischem Querschnitt und zeichnet sich bei *O. obtusangulus* dadurch aus, daß alle Elemente des Xylems von ungefähr gleicher Weite sind; bei *O. pumilio* sind zwei durch wenig größeren Durchmesser ausgezeichnete Gefäße vorhanden. Im Phloem kann man da, wo es an das Xylem grenzt, oft deutliche auf Kambialtätigkeit beruhende Reihen unterscheiden.

Um das Gefäßbündel zieht sich eine Scheide von — wie die Phloroglucinreaktion anzeigt — verholzten, aber wenig verdickten Parenchymzellen. Außerhalb dieser Scheide liegt noch eine zweite von größeren unverholzten Zellen gebildete, welche jedoch nicht ringsherum geht, sondern da aufhört, wo der Sklerenchymbelag des Gefäßbündels beginnt. Holm[1]) hat diese Scheide häufig beobachtet und als „colourless parenchymasheath" beschrieben.

Ferner unterscheiden sich beide Arten dadurch, daß bei *O. pumilio*, wenigstens bei dem mir vorliegenden Exemplar (gesammelt in Neu-Seeland, Blue mountains, 1000 m) fast keine Verkieselungen vorkommen. Nur hin und wieder trifft man in einer Epidermiszelle oder Sklerenchymfaser eine teilweise Ausfüllung des Zelllumens mit Kieselsäure. Bei *O. obtusangulus* dagegen finden sich zunächst in manchen über subepidermalen Rippen gelegenen Epidermiszellen eigenartige, verkieselte Membranverdickungen. Von gemeinsamer Basis erheben sich über

[1]) a. a. O. 1897. Nr. 19. p. 22.

der dann jedesmal stark verdickten Zellinnenwand mehrere — meist drei bis sechs — spitze kegelähnliche Vorsprünge. Dieselben sind entweder gleich groß, oder aber es sind um einen größeren Zentralkegel mehrere kleinere gruppiert. In beiden Fällen sehen wir von der Fläche zierliche Rosetten, welche beim Einlegen des Schnittes in Phenol mit besonderer Deutlichkeit hervortreten. Diese Rosetten finden sich bald allein, bald zu zweien hintereinander in einer Zelle, nur selten zu zweien nebeneinander. Außerdem begegnet man auch einzelnen kegelförmigen Vorsprüngen an den Seitenwänden der Epidermiszellen.

Im Mesophyll sind stellenweise die Membranen verkieselt, z. B. bei den gerbstoffführenden Zellen; dieselben geben dann nur langsam Eisenreaktion. Im Assimilationsgewebe beobachtete ich mehrfach granulöse Kieselablagerungen — besonders in der Umgebung der Atemhöhlen — als unregelmäßige rundliche Wandanhängsel oder auch als Ausfüllung der Interzellularen. Beim Glühen von Querschnitten krümmten sich diese Kieselkörper so, daß nur die Kieselrosetten noch zu erkennen waren. Beim Zerstören mit Chromsäure blieben diese letzteren allein übrig und trieben, sich langsam um ihre Querachse drehend, dem Rande des Deckglases zu, wobei man sie bequem von verschiedenen Seiten beobachten konnte. Die ganze verdickte Basalwand ist häufig mit verkieselt und sendet sogar oft noch kleine Zapfen zwischen die darunter befindlichen Sklerenchymfasern.

Die Blattscheide ist von der Blattfläche dadurch verschieden, daß sie weder Spaltöffnungen noch Chlorophyll besitzt, daß die Epidermiszellen dünnwandiger und länger gestreckt sind und die Gefäßbündel weiter auseinander liegen. Außerdem enthält die erstere reichlich kleine, einfache, rundliche bis elliptische Stärkekörner.

### *Trianoptiles* Fenzl.

Untersucht: *Tr. capensis* Fenzl.

#### Allgemeines:

Das Blatt ist hier bedeutend größer als bei *Oreobolus*, flach und dünn und hat an der Unterseite sowie am Rande der Oberseite Rillen. Die Scheide ist höher geschlossen. Ein erster Blick auf den Querschnitt zeigt einen lockeren, mehr hygrophytischen Bau. Auch deuten zahlreiche anhaftende *Bacillariaceen* an, daß wir eine Sumpfpflanze vor uns haben.

#### Spezielles:

Selten habe ich eine größere Differenz der Dimensionen in den Epidermiszellen beobachtet als bei *Tr. capensis*. Die größten Epidermiszellen der Unterseite sind im Lumen etwa 16—18 mal höher und 5—6 mal breiter als die kleinsten der Unterseite. Wir haben es in diesen großen Epidermiszellen mit „cellules bulliformes“ kat' exochen zu tun, welche hier die Hälfte des Dickendurchmessers des Blattes in Anspruch nehmen. Die antiklinen

Wände sind oft geschlängelt und sie sind es natürlich, welche jenes „blasebalgähnliche Spiel", welches Tschirch bei Gräsern beobachtete, hervorbringen. Indes sind nicht alle Zellen der oberen Epidermis von solch ungewöhnlicher Größe. Nach dem Rande zu und zwar da, wo Sklerenchymgewebe direkt unter der Epidermis liegt, sind die Zellen genau so klein wie die analogen der Unterseite. Die „Blasenzellen" zeigen von der Fläche gesehen die Form eines etwas in die Länge gezogenen Sechsecks oder Rechtecks, während die übrigen Epidermiszellen unregelmäßiger geformt sind und eine mehr oder weniger starke Wellung ihrer Längswände aufweisen. Besonders lang, schmal und zart gebaut sind diejenigen Zellen, welche über subepidermalen Rippen liegen und ihre Außenwände sind bei dem Herbarmaterial häufig kollabiert oder zerrissen.

Der Blattrand ist in unregelmäßigen Abständen mit kleinen, spitzen Zähnen besetzt.

Das Mesophyll ist schlecht erhalten, doch kann man noch feststellen, daß dasselbe wie bei *Oreobolus* nicht in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert ist, zahlreiche gerbstoffführende Zellen enthält und von Luftlücken durchbrochen ist.

Ziemlich zahlreiche subepidermale Rippen stellen die mechanischen Elemente dar. Erstere sind auf dem Querschnitt meist rundlich, reichen nie tief in das Innere und liegen vornehmlich an der Unterseite, und zwar in den Vorwölbungen der Blattfläche. Sie sind hier niemals mit den Gefäßbündelsträngen verbunden. An der Oberseite kommen in der Nähe des Blattrandes zwei breite subepidermale Rippen vor, außerdem einzelne kleinere unter den Blasenzellen. Die einzelnen Sklerenchymfasern sind — auch im älteren Teile des Blattes — ziemlich weitlumig und dünnwandig.

Die Gefäßbündel sind im Querschnitt elliptisch, in der Mitte etwas verbreitert, und zeigen meist zwei größere Gefäße, bisweilen auch drei. Über dem Xylem gewahrt man bei den größeren Bündeln häufig eine Lücke. Duval-Jouve hat solche Lücken bei den von ihm untersuchten *Cyperus*-Arten häufig beobachtet: „une lacune aérifère, due à l'écartement et au déchirement du tissu cellulaire qui l'entoure". Nur eine Scheide ist vorhanden. Dieselbe wird an der Unterseite des Bündels von Zellen gebildet, deren Innenwand stark verdickt ist, wogegen die Außenwand ganz dünn ist. Nach oben zu nimmt die Verdickung ab und in der Mitte der Oberseite ist Innen- und Außenwand ungefähr gleich stark, dafür findet sich hier ein schwacher Sklerenchymbelag.

Die meisten über subepidermalen Rippen liegenden Epidermiszellen enthalten auch hier Kieselrosetten, welche sich jedoch von den bei *Oreobolus* beschriebenen erheblich unterscheiden. Erstens ist bei *Trianoptiles* immer um einen größeren Zentralkegel ein unregelmäßiger Kreis von stumpfen papillenähnlichen Vorsprüngen gruppiert, und dann hängt stets eine ganze Anzahl von Rosetten, meist 4—7, untereinander zusammen. Nach

der Zerstörung mit Chromsäure erhält man lange, dünne Platten, welchen die Rosetten aufsitzen. Außerdem bleiben noch nadelähnliche Körper, welche den Inhalt von Sklerenchymfasern gebildet haben, zurück. Unregelmäßig geformte Kieselablagerungen, welche stellenweise die Luftlücken auskleiden und in Phenol erkennbar werden, bleiben hierbei nicht erhalten. Die Spitzen der Blattzähne sind ebenfalls verkieselt, wie auch das Lumen der letzteren gelegentlich mit einem granulösen Kieselbelag ausgekleidet ist, doch werden diese Verkieselungen ebenfalls durch die Chromsäure auseinander getrieben.

Bei der Blattscheide sind die Epidermiszellen der Oberseite ebenfalls bedeutend größer als die der Unterseite, doch ist der Unterschied hier nicht so bedeutend wie in der Blattfläche. Die Zellen sind hier durchweg breiter als hoch; die der Oberseite, annähernd gleich groß, übertreffen in beiden Dimensionen die kleinsten der Unterseite etwa um das 5—6fache. Die Scheide besitzt noch Spaltöffnungen, wenn auch in geringer Anzahl, sowie etwas Assimilationsgewebe, in welchem verstreut Gerbstoffzellen liegen. Die Luftlücken sind außerordentlich vergrößert. An der Unterseite liegen zahlreiche subepidermale Rippen, über welche sich oft 4—5 Kieselrosettenreihen nebeneinander hinziehen. Die Gefäßbündelstränge sind zahlreicher als in der Blattspreite und liegen weiter auseinander.

### *Cyclocampe* Benth. et Hook.

Untersucht: *C. arundinacea* Benth. et Hook. *C. elongata* Benth. et Hook.

#### Allgemeines:

Das Blatt von *C. arundinacea* ist völlig flach, wogegen dasjenige von *C. elongata* an der Oberseite zwei Rillen, an der Unterseite in ziemlich großen Abständen mehrere vorspringende Rippen besitzt.

#### Spezielles:

Die Epidermiszellen der Oberseite sind, von der Fläche gesehen, bei *C. arundinacea* von verschiedener Größe, manche schlauchförmig und $2^1/_2$—3 mal so lang als die übrigen; diese langen Zellen führen meistens Gerbstoff (Fig. 8). Bei *C. elongata* sind sie annähernd gleich groß und wenig länger als breit, die Längs- und Querwände zeigen starke Wellung und Verzahnung. Die Außenwände sämtlicher Epidermiszellen sind ein wenig vorgewölbt und tragen bei *C. elongata* eigentümliche kleine Kutikularzapfen, welche in den Buchten der Längswände stehen, alternierend angeordnet und der Mittellinie der Längswand zugeneigt sind. Die Epidermiszellen der Unterseite sind kleiner, etwa um das dreifache niedriger und schmäler als die der Oberseite, bei *C. arundinacea* häufig mit dünnen Wandungen versehen, mit Ausnahme der Basalwand, welche bei diesen sonst dünnwandigen Zellen immer stark verdickt ist. Am Blattrand finden

sich einzellige anliegende Zähne. Unter der Epidermis tritt bei *C. arundinacea* ein stellenweise zweischichtiges Hypoderma auf, aus Zellen bestehend, welche, stets größer als die Epidermiszellen, bisweilen lange Schläuche bilden (Fig. 10); besonders diese letzteren führen häufig gerbstoffreichen Inhalt.

Spaltöffnungen finden sich nur an der Unterseite, ziemlich dicht beieinander und meist zu vieren in Schrägreihen angeordnet. Bei *C. elongata* ragen sie ein wenig über die Unterfläche hervor, Nebenzellen und Atemhöhle sind größer als bei *C. arundinacea.*

Das Mesophyll wird von ziemlich gleichförmigen Zellen gebildet. Nur bei *C. elongata* ist die oberste Schicht eine Art Palissadenparenchym. Die Intercellularen sind groß. Luftlücken sind vorhanden. Einzelne Zellen von größerem Lumen führen Gerbstoff.

Die mechanischen Elemente unterscheiden sich bei beiden Arten von vornherein dadurch, daß dieselben bei *C. elongata* immer mit den Gefäßbündeln verbunden sind, während bei *C. arundinacea* außerdem noch einzelne Rippen oder auch Sklerenchymfasern vorkommen. Gelegentlich kann man sichel- oder kreisförmige Gruppierung der Faserzellen um eine größere Parenchymzelle beobachten. Das beiden Arten gemeinsame System der „Trägerphalanx“ verstärkt die Biegungsfestigkeit der Blätter. Die einzelnen Sklerenchymfasern sind stark, dickwandig und meist englumig; nach dem Blattinnern zu wird ihr Lumen weiter.

Zahlreiche Gefäßbündelstränge durchziehen das Blatt, bei *C. elongata* ca. 20, bei *C. arundinacea* gegen 30; bei dieser letzteren liegen dieselben etwas enger aneinander. Auf dem Querschnitt sind die Gefäßbündel annähernd verkehrt eiförmig, die kleineren mehr rundlich und führen 2—4 bei *C. arundinacea* besonders große Gefäße. Luftlücken am Xylem habe ich hier nicht beobachtet. Bei *C. elongata* enthalten einige zwischen den Hauptgefäßen liegende Holzparenchymzellen mit ziemlicher Regelmäßigkeit Gerbsäure.

An ihrer Ober- und Unterseite werden die Bündel von den subepidermalen Rippen umfaßt.

Zwei Scheiden sind vorhanden; eine innere verholzte wird bei *C. arundinacea* von starken Sklereiden, bei *C. elongata* von u-förmig verdickten Zellen gebildet. Beide Zellformen besitzen weite, zusammengeflossene Poren. Die zweite, äußere Scheide geht meist nicht rings um das Gefäßbündel, sondern hört da auf, wo der Sklerenchymbelag beginnt (man hat solche Scheiden als „schildförmige“ bezeichnet); nur bei den kleineren Bündeln ist sie bisweilen geschlossen.

Die Verkieselungen sind bei beiden Arten ebenfalls ganz verschieden. Während bei *C. elongata* Kieselrosetten oder -Kegel nicht vorhanden sind, fand ich solche bei *C. arundinacea* nicht nur über den subepidermalen Rippen, sondern auch — zum ersten Male und im Gegensatz zu den Angaben früherer Autoren — über dem Assimilationsgewebe. Sie kommen nur an der

Unterseite vor, in den Epidermiszellen der Oberseite habe ich dagegen außer halbkugelförmigen Wandanhängseln, welche oft Schichtung zeigen, auch solche in Kegelform von der Außenwand ins Innere herabhängend (Fig. 9) — was ebenfalls nach den bisherigen Autoren nicht vorkommt — beobachtet. Ferner sind bei beiden Arten bisweilen ganze Zellen der Oberseite mit Kieselsäure „ausgegossen". Diese Ausgüsse bleiben nach dem Glühen (und vorausgegangener Mazeration) wie auch bisweilen nach dem Zerstören mit Chromsäure erhalten. Das Lumen der Zähne sowie der angrenzenden Zellen ist meist ganz oder doch teilweise mit Kieselsäure erfüllt. Bei *C. elongata* kommen mit Ausnahme der Rosetten und Kegel dieselben Verkieselungen vor; außerdem ist aber auch die ganze Kutikula einschließlich der bei der Epidermis beschriebenen Kutikularhöcker verkieselt. Diese letzteren treten in Phenol wie eine Ornamentierung hervor. Von beiden Arten erhielt ich schöne Kieselskelette.

## *Schoenus* L.

Untersucht: *Sch. apogon* Roem. — *axillaris* Poir. — *circinalis* Schrad. — *curvifolius* Poir. — *ericetorum* R. Br. — *falcatus* Nees — *fasciculatus* Nees — *ferrugineus* L. — *flexuosus* Steud. *lanatus* Labill. — *nigricans* Hoppe.

### Allgemeines.

Das 4—5 cm lange lineale Blatt von *Sch. apogon* ist ziemlich dünn und zart, mit schwach konkaver Oberseite und konvexer mit vier Rillen versehener Unterseite. Dasjenige von *Sch. axillaris* ist etwa 3 cm lang und äußerst zart. *Sch. circinalis* und *Sch. flexuosus* haben ca. 1,5 cm lange, dünne aber elastische Blätter. Die Blätter von *Sch. curvifolius*, *ericetorum*, *lanatus*, *nigricans* und *fasciculatus* sind ebenfalls lineal, von 2—10 cm lang, mit konkaver Ober- und konvexer Unterseite, diejenigen von *Sch. falcatus* und *ferrugineus* sind stengelähnlich und rund bezw. plattgedrückt-zylindrisch.

### Spezielles:

Aus Zweckmäßigkeitsgründen will ich hier die Arten in zwei Gruppen einteilen: 1. *Sch. apogon*, *axillaris*, *circinalis*, *curvifolius*, *ericetorum*, *fasciculatus*, *flexuosus*, *nigricans* und *lanatus*, deren Blätter sämtlich einen mehr oder weniger halbkreisförmigen — doch in der Anordnung der Gewebe bei jeder Art verschiedenen — Querschnitt besitzen und 2. *Sch. falcatus* und *ferrugineus* mit rundlichem Blattquerschnitt.

Die Epidermiszellen sind in der ersten Gruppe an der Oberseite größer als an der Unterseite, besonders bei *Sch. apogon*, wo die größten oberseitigen Zellen etwa sechsmal so hoch und breit als die kleinsten — über Sklerenchym liegenden — der Unterseite sind, an welcher übrigens auch die Zellen über Mesophyll eine ziemliche Größe besitzen. Eine Ausnahme macht *Sch. nigricans*, wo die Oberhautzellen beiderseits gleich groß sind.

Die Außenwand ist, außer bei *Sch. apogon* und *axillaris*, ziemlich stark: nur diejenigen über subepidermalen Rippen liegenden Zellen, welche Kieselkegel enthalten, besitzen dünne Außen- und verdickte Basalwände. Bei der zweiten Gruppe sind die Epidermiszellen ringsherum etwa gleich groß. Die antiklinen und Außenwände sind dick mit Ausnahme der mit Kieselkegeln versehenen Zellen, welche daher ein größeres Lumen haben, als die übrigen. Von der Fläche gesehen sind die Epidermiszellen länglich-rechteckig, nur bei *Sch. fasciculatus* und *lanatus* sind sie meist quadratisch. Bei den beiden letzterwähnten Arten ist der obere offene Teil der Blattscheide bis zu seinem Übergange in die Blattspreite mit einzelligen, spitzendenden Haaren besetzt und die Membranen der Epidermis sind am Herbarmaterial mit einem rötlichen bis bräunlichen Farbstoff imprägniert. Die Wellung der Zellwände ist am schwächsten bei den hygrophytischen Formen wie *Sch. apogon* und *axillaris*, am stärksten bei denen von mehr xerophytischer Struktur wie *Sch. lanatus* und *fasciculatus*. Besonders die letztere Art besitzt eine ziemlich komplizierte Suturlinie[1]).

Sämtliche genannten Arten haben am Blattrande einzellige Zähne, welche bei *Sch. curvifolius* ziemlich lang, spitz, und an der Basis keulenförmig verbreitert sind. Die zylindrischen Blätter der zweiten Gruppe besitzen Zähne auf der Blattfläche.

Spaltöffnungen finden sich in der ersten Gruppe nur an der Unterseite. Bei *Sch. fasciculatus* und *lanatus* sieht man von der Fläche her gar nichts von den Nebenzellen, da sie von den Schließzellen völlig verdeckt werden (Fig. 15). Bei der letzteren Art sind die Spaltöffnungen außerdem dadurch bemerkenswert, daß sie von vier nicht aneinander stoßenden, mit je zwei rundlichen Zapfen versehenen Kutikularleisten umgeben sind; die Schließzellen ragen hier etwas über die Epidermis vor. Die Atemhöhlen werden auf dem Querschnitt meist von gekrümmten Palissadenzellen begrenzt. Bei *Sch. curvifolius* dagegen sind die Atemhöhlen von zwei bis vier Schichten stark verdickter, weißglänzender, schwachkutikularisierter Zellen umgeben, welche Lücken zwischen sich lassen. Ich muß hier schon vorgreifend das Mesophyll von *Sch. curvifolius* schildern. Dasselbe besteht aus auf dem Querschnitt ziemlich gleichförmigen polygonalen Zellen, welche, wie der Längsschnitt zeigt, in der Richtung der Längsachse des Blattes gestreckt sind und durch mehrere Einschnürungen in — meist fünf bis sechs — Abschnitte gegliedert werden. Von der Fläche her sieht man durch die Epidermis hindurch unter den Spaltöffnungen drei bis vier solcher Zellen liegen, welche stark verdickt sind und die oben genannten Eigenschaften besitzen (siehe Fig. 12). Bei *Sch. circinalis* und *flexuosus* haben wir etwas Ähnliches. Die Assimilationszellen haben die-

[1]) Askenasy (Bot. Ztg. 1870. No. 13. pag. 27) fand bei *Ranunculus*-arten, daß die Wasserformen ebene, die Landformen stark undulierte Epidermiswände besaßen.

selbe Form wie die von *Sch. curvifolius*, und diejenigen, welche die Atemhöhle abgrenzen, sind ebenfalls verdickt, jedoch bei weitem nicht so stark wie dort und außerdem nur auf der dem Lumen der Atemhöhle zugewendeten Seite.

Pfitzer[1]) hat Ähnliches bei *Restionaceen* beobachtet und jene Art von Zellen als „Schutzzellen" bezeichnet. Sclerenchymatische Atemhöhlen, jedoch ganz anders gestaltet als die hier vorliegenden, hat dann Gilg[2]) in der erwähnten Familie noch mehrfach aufgefunden.

Bei *Sch. ferrugineus* ist die Atemhöhle ziemlich klein, bei *Sch. falcatus* größer und trichterförmig.

Unter der Epidermis finden wir in der ersten Gruppe bei *Sch. circinalis* und *flexuosus* fast an der ganzen oberen Blattseite ein zwei- bis vierschichtiges großlumiges Wassergewebe, bei *Sch. nigricans* ein eben solches vielschichtiges in der Mitte des Blattes, bei *Sch. fasciculatus* rechts und links von dem mittleren Gefäßbündel. Das Assimilationsgewebe besteht bei *Sch. ericetorum, fasciculatus* und *lanatus* fast nur aus Palissadenzellen, welche zum Teil kranzartig um die Gefäßbündel angeordnet sind, bei den übrigen Arten dieser Gruppe sind die Zellen weniger gestreckt. Gerbstoff findet sich häufig. Bei *Sch. lanatus* kann man ganze Kränze von gerbstoffführenden Zellen beobachten, welche die Gefäßbündel umgeben. In der anderen Gruppe haben wir bei *Sch. falcatus* zwei, bei *Sch. ferrugineus* eine Schicht Palissadenzellen, an welche sich nach innen zu polygonale Zellen anschließen, die ihrerseits wieder bei *Sch. ferrugineus* in ein dünnwandiges zentrales Wassergewebe übergehen; bei *Sch. falcatus* finden sich mehrere Gruppen solchen Gewebes, scharf abgegrenzt von den übrigen Mesophyllzellen, durch die Gefäßbündelstränge voneinander getrennt.

Die mechanischen Elemente sind in der ersten Gruppe verschieden stark entwickelt, am schwächsten bei *Sch. apogon, axillaris* und *ericetorum*, wo wir an der Unterseite, unter dem Hauptgefäßbündel nur eine subepidermale Rippe von dreieckigem Querschnitt finden, welche das Bündel nicht berührt. An der Oberseite liegt rechts und links in den Blattecken je eine Sklerenchymrippe von rundlichem bis elliptischem Querschnitt. Bei *Sch. lanatus* sind die Rippen in den oberen Blattecken etwas stärker, an der Unterseite liegen hier unter den Gefäßbündeln drei Rippen von der gleichen Gestalt, wie bei *Sch. apogon*. Bei *Sch. fasciculatus* finden wir an der Unterseite drei tiefer gehende Sklerenchymstränge von ziemlich gleichmäßiger Breite, welche die Leitbündel „stützen". *Sch. nigricans* besitzt an der Blatt-Oberseite eine Anzahl fast zusammenhängender, aus nur zwei bis vier Faserschichten bestehender Sklerenchymlagen, welche auch

[1]) Pfitzer, E., „Über das Hautgewebe einiger *Restiaceen*" (Pringsh. Jahrb. VII. pag. 561.)

[2]) Gilg, E., „Beitr. z. vergl. Anat. der xerophilen Familie der *Restiaceae*". Inaug.-Diss. Leipz. 1891.

die Blattecken sichelförmig auskleiden, während sich längs der Unterseite in regelmäßigen Abständen 15 ebenfalls flache, die Bündel nicht erreichende Rippen hinziehen. Bei *Sch. curvifolius* haben wir an der Unterseite neun mit den Fibrovasalsträngen verbundene Sklerenchymrippen, an der Oberseite rechts und links in der Nähe des Blattrandes je eine oder zwei kleinere. *Sch. circinalis* und *flexuosus* besitzen die stärksten mechanischen Elemente. Das Blatt des ersteren hat unterseitig neun starke, die Gefäßbündel halbumfassende Subepidermalrippen, das des letzteren deren 15, welche etwas schmäler sind. Außerdem zeigt *Sch. circinalis* an der Oberseite zwei breite im Mittel acht Faserschichten starke, *Sch. flexuosus* zwei etwas mehr nach der Mitte zu gelegene schwächere Sklerenchymbänder.

In der zweiten Gruppe hat *Sch. falcatus* 19 stärkere Gefäßbündel-„tragende", sowie alternierend mit diesen eine ganze Anzahl kleinere Faserstränge. *Sch. ferrugineus* ist mechanisch bedeutend schwächer gebaut und besitzt nur sieben in unregelmäßigen Abständen liegende flache Rippen von verschiedener Stärke.

Die Zahl der Gefäßbündelstränge ist bei den Arten der ersten Gruppe sehr verschieden. *Sch. apogon, axillaris, ericetorum, fasciculatus* und *lanatus* haben nur drei Bündel von rundlichem Querschnitt, *Sch. circinalis* und *curvifolius* neun, *Sch. flexuosus* 15 von mehr elliptischer Querschnittsform; *Sch. nigricans* besitzt 21 Gefäßbündelstränge, welche wieder von rundlichem Querschnitt sind. Bei sämtlichen Arten dieser Gruppe haben die Bündel zwei oder mehr größere Gefäße, sowie eine Sklerenchym- und eine Parenchymscheide, welche letztere stellenweise durch Sklerenchymbelag ersetzt ist. In der anderen Gruppe besitzt *Sch. falcatus* 19 teils stärkere, teils schwächere Gefäßbündel von länglich-verkehrteiförmiger, *Sch. ferrugineus* dagegen nur fünf Bündel von runder Querschnittsform. Bei *Sch. ferrugineus* haben dieselben zwei vollständige ringförmige Scheiden, während sonst kein Sklerenchymbelag vorhanden ist, bei *Sch. falcatus* fehlt die äußere Scheide da, wo die Bündel von den sie stützenden Rippen umfaßt werden.

An Verkieselungen finden sich bei sämtlichen untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Sch. apogon*, die bekannten Kieselkegel jedoch niemals Rosetten; bei *Sch. lanatus* sind sie bisweilen oben abgeplattet. Bei dieser Art fand ich die stärkste Verkieselung, besonders in der Epidermis, und erhielt ein die Oberhaut in ihrer ursprünglichen Form wiedergebendes Kieselskelett, namentlich blieben auch die die Spaltöffnungen umgebenden Kutikularleisten unversehrt erhalten. Die die Atemhöhlen abgrenzenden Parenchymzellen waren bisweilen in ihrer Membran oder auch im Inhalt verkieselt. In den großen Zellen der Epidermis kommen bei einigen Arten, namentlich bei *Sch. curvifolius* eigentümliche )(-förmige Anlagerungen an den antiklinen und Außenwänden vor.

## *Mesomelaena* Nees.

Untersucht: *M. stygia* Nees, *M. tetragona* Benth.

### Allgemeines:

Das Blatt von *M. stygia* ist 2—3 cm lang, besitzt eine sehr reduzierte Blattspreite und eine nur in ihrem unteren Teile geschlossene Scheide. An der Oberseite hat erstere zwei breite Rillen, während die Unterseite konvex ist, mit leichter Vorwölbung in der Mitte. Dasjenige von *M. tetragona* dagegen ist wohl entwickelt, sehr elastisch und erscheint im Querschnitt bei schwacher Vergrößerung rhombisch, woher jedenfalls der Name. Bei näherer Untersuchung bemerkt man an der Oberseite und zwar in der Mitte dicht beieinander zwei Einkerbungen, welche durch eine subepidermale Rippe getrennt werden, sodaß das Blatt zum größten Teil fünf Kanten hat. Nach der Spitze zu hören diese Einkerbungen auf.

### Spezielles:

Der Querschnitt beider Blätter zeigt wenig Übereinstimmung. Derjenige von *M. stygia* besitzt Ähnlichkeit mit dem der Blätter von *Schoenus*, während derjenige von *M. tetragona*, wie erwähnt, fast rhombisch ist.

Die Epidermiszellen sind bei beiden Arten meist von länglicher Rechteckform und an Ober- und Unterseite ziemlich gleich, es sind also keine „cellules bulliformes" vorhanden. Bei *M. tetragona* sind sie bisweilen länger gestreckt und unregelmäßig geformt. Am Blattrand finden sich bei beiden Arten kleine rundliche Zähne. Außerdem kommen auch auf der Blattfläche und zwar über den subepidermalen Rippen Zähne vor, welche sich nur wenig über die Epidermis erheben. Die Außenwand ist bei den meisten Zellen ziemlich stark und zeigt, namentlich bei *M. stygia* zahlreiche „Scheinporen". Die über subepidermalen Rippen liegenden Zellen sind bei beiden Arten etwas weitlumiger und viel dünnwandiger als die übrigen und führen Kieselkegel.

Spaltöffnungen sind bei beiden Arten an Ober- und Unterseite ziemlich gleichmäßig verteilt. Bei *M. tetragona* sind sie ein wenig zahlreicher, und man gewahrt häufig Schrägzeilen zu dreien, auch kommen Zwillingsspaltöffnungen vor, bei *M. stygia* liegen sie meist gradlinig hintereinander. Die Stomata sind größer als bei den vorher beschriebenen Arten, besonders bei *M. tetragona* sind sie etwa um die Hälfte länger und etwas breiter als z. B. bei *Oreobolus*. Die Schließzellen sind, von der Fläche gesehen, sehr schmal und bei *M. stygia* dadurch ausgezeichnet, daß sie in ihrem Lumen fast ausnahmslos Gerbstoff führen, welcher bei dem vorliegenden Herbarmaterial schon durch braune Farbe des Zellinhaltes auffällt und den Spaltöffnungen ein sehr charakteristisches Aussehen verleiht. Die Atemhöhle ist von mittlerer Größe.

An mechanischen Elementen finden sich bei beiden Arten ringsherum in regelmäßigen Abständen subepidermale

Rippen, welche bei *M. stygia* meist ungefähr die Querschnittsform eines gleichseitigen Dreiecks haben und nie mit den Gefäßbündeln verbunden sind, während sie bei *M. tetragona* tiefer ins Innere ragen und hier bisweilen die Gefäßbündelstränge berühren. Bei *M. tetragona* finden sich auch im Blattinnern noch, angelehnt an die Gefäßbündel, aus ziemlich weitlumigen Fasern gebildete Sklerenchymgruppen.

Die Gefäßbündel — bei *M. stygia* 7, bei *M. tetragona* etwa 13 — sind von rundlichem Querschnitt und haben meist zwei, rechts und links liegende, größere Gefäße. Bei *M. stygia* sind zwei in der Mitte der Oberseite liegende Gefäßbündel miteinander verschmolzen, während bei *M. tetragona* einige Bündel nur durch ihren Sklerenchymbelag miteinander verbunden sind, doch haben beide Arten die Eigentümlichkeit gemein, daß sämtliche Gefäßbündel ihren Xylemteil nach dem Blattinnern hinwenden, wodurch das Blatt von *M. tetragona* in seinem oberen Teil völlig bilateral erscheint. Die Scheiden der Gefäßbündel werden von prosenchymatischen Zellen gebildet, deren Innenwand, besonders bei *M. stygia*, viel dicker ist als die Außenwand und zwar hauptsächlich da, wo die Scheide das zartwandige Phloem umfaßt, während nach dem Xylem zu jene Dickwandigkeit abnimmt. Über der Sklerenchymscheide liegt eine farblose Parenchymscheide, welche bei *M. tetragona* nicht geschlossen ist, sondern in den Sklerenchymbelag des Bündels übergeht. Wenn man will, kann man noch eine dritte partielle Scheide von Palissadenzellen annehmen.

Mannigfache Verkieselungen sind hier zu beobachten. In den Epidermiszellen kommen neben den bekannten Kieselkegeln auch Formen vor, welche niemand mehr als Kegel (die bisherigen Autoren sprechen immer ausdrücklich von Kieselkegeln bezw. Kegelpapillen) bezeichnen kann, die vielmehr unregelmäßig geformte, mit allerlei Spitzen und Zacken versehene, oben häufig abgeplattete Protuberanzen darstellen. Diese Gebilde finden sich nur in den Zellen, welche über subepidermalen Rippen liegen; in den übrigen Epidermiszellen trifft man, namentlich bei *M. tetragona*, überaus häufig einen die Innenseite der Außenwand bedeckenden Kieselbelag (Fig. 16), welcher sich auch auf die Radialwände und sogar auf die Basalwand erstrecken kann, so jedoch, daß ein mittlerer Hohlraum bleibt und die Membranen nicht mitverkieselt sind, was in Phenol deutlich hervortritt. Im weiteren sind es vor allem die Zähne — speziell die am Blattrande stehenden — welche eine starke Verkieselung aufweisen und oft auch noch ihr ganzes Lumen mit Kieselsäure erfüllt zeigen. *M. tetragona* besitzt auf der Außenwand einen förmlichen Kieselmantel, weshalb diese Art, selbst bei Zerstörung mit Chromsäure, ein gutes Kieselskelett gibt. Im Mesophyll kommen verschieden geformte Kieselabscheidungen vor, welche auch einmal kegelförmig sein können, namentlich in der Umgebung der Atemhöhlen. Ferner findet sich Kieselsäure in den Interzellularen des Wassergewebes und in den weitlumigen Sklerenchymfasern.

*Asterochaete* Nees.

Untersucht: *A. glomerata* Nees.

Allgemeines:

Das Blatt ist ca. 2 dm lang, zweiflügelig und besitzt eine vorspringende Mittelrippe. Schon makroskopisch kann man im Blattinnern Luftkanäle wahrnehmen.

Spezielles:

Die Epidermiszellen sind meist von länglicher Rechteckform und an der Oberseite etwas größer als an der Unterseite. Über der Mittelrippe ist die Differenz bedeutend größer. Hier haben wir an der Oberseite typische „Gelenkzellen". Dieselben sind doppelt so hoch als breit und werden gegen die Blattspitze zu geringer an Zahl, um schließlich ganz zu verschwinden. Die Außenwand ist von mittlerer Stärke, nur an der Unterseite der Mittelrippe hat sie etwas an Dicke zugenommen, wobei wieder diejenigen über subepidermalen Rippen liegenden Zellen, welche Kieselkegel enthalten, eine Ausnahme machen und mit Ausnahme der verdickten Basalwände sehr dünne Wände besitzen. Am Blattrande stehen große mehrzellige, mit langer scharfer Spitze versehene Zähne. Spaltöffnungen finden sich hauptsächlich an der Unterseite. Sie liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen. Die Schließzellen sind ziemlich dickwandig, die Nebenzellen dagegen dünnwandig, die Atemhöhle ist von mittlerer Größe.

Über der Mittelrippe bedecken die großen Epidermiszellen eine Schicht von Hypoderma-Zellen von denselben Dimensionen — nur im oberen Teil des Blattes sind diese Zellen etwas niedriger — sodaß wir zwei Schichten Gelenkzellen haben. Sonst liegt unter der Epidermis an Ober- und Unterseite ein etwas vertikal gestrecktes Gewebe, welches rundliche Interzellularen besitzt, diese sind gerade unter den Spaltöffnungen ziemlich groß und stellen hier gewissermaßen eine zweite Atemhöhle dar. Es folgt dann eine Art Schwammparenchym, welches um große Luftlücken gruppiert ist und zahlreiche gerbstoffführende Zellen enthält. Diese letzteren verleihen dem aus Herbarmaterial hergestellten Flächenschnitt ein eigentümlich gesprenkeltes Aussehen, auf dem Querschnitt erscheinen sie in zwei Linien parallel der Oberfläche — je in der dritten Schicht von außen — angeordnet. Sie sind stets von runder Form.

An mechanischen Elementen besitzt das Blatt eine Reihe von subepidermalen Rippen, welche, an der Unterseite stärker als an der Oberseite, meist in die Epidermis vorgeschoben sind, sodaß die darüber liegenden Oberhautzellen kleiner sind als die übrigen. In dem vorspringenden Mittelteile der Blattunterseite stehen diese Rippen dicht gedrängt. Außerdem finden sich noch, unregelmäßig verteilt, kleine, oft nur aus zwei bis drei Fasern bestehende Sklerenchymgruppen. „Träger" sind nicht vorhandrn.

Zahlreiche Gefäßbündelstränge durchziehen das Blatt. Sie sind meist von elliptischem in der Mitte etwas verbreitertem Querschnitt und führen zwei oder mehr größere Gefäße. Einzelne Elemente des Xylems enthalten Gerbstoff und über dem Xylem bemerkt man bei den größeren Gefäßbündeln eine Lücke, in welcher ein bis zwei Ringgefäße liegen. An der Sklerenchymscheide kann man konstatieren, daß die einzelnen Zellen, welche im allgemeinen wieder stärkere Innen- als Außenwände haben, um das Phloem herum etwa 12mal dickere Innen- als Außenwände besitzen (Fig. 42). Über dieser Scheide liegt an der rechten und linken Seite je eine Parenchymscheide. Die Gefäßbündel haben nur spärlichen Sklerenchymbelag, nur bei dem Hauptbündel ist derselbe an der Oberseite fünf bis sechs Zellreihen stark.

Kieselkegel kommen meist zu sechs in Längsreihen auf gemeinsamer Basis vor, bilden also keine Rosetten. Sonst finden sich nicht viele Kieselablagerungen. Bisweilen sind die Schließzellen der Spaltöffnungen im Lumen und in der Membran verkieselt, auch sind dies gelegentlich an den die Atemhöhle bildenden Zellen diejenigen Membranen, welche dem Atemraum zugewendet sind. Die äußeren Schichten der Zähne und die Spitzen derselben sind ebenfalls verkieselt.

## *Lepidosperma* Labill.

Untersucht: *L. angustatum* Hook.
*L. Burmanni* Spreng.
*L. filiforme* Labill.
*L. involucratum* R. et Sch.

### Allgemeines:

Das Blatt von *L. angustatum* ist ca. 2 dm lang und 3 mm breit, an der Oberseite ganz flach, an der Unterseite schwach konvex. Die Blätter von *L. Burmanni* und *L. involucratum* sind etwas kürzer, schmäler nnd rinnenförmig, dasjenige von *L. filiforme* ist fast zylindrisch.

### Spezielles:

Die Epidermiszellen sind bei *L. angustatum* und *filiforme* an Ober- und Unterseite gleich groß, sehr dickwandig — bis auf einzelne Zellen, welche Kieselkegel enthalten und nur verdickte Basalwände besitzen — und zeigen starke Wellung und Verzahnung der Membran, besonders der Längswände. Bei *L. involucratum* sind die Zellen an der Oberseite im Lumen etwa dreimal höher und breiter als die der Unterseite, außerdem etwas dünnwandiger und papillenartig vorgewölbt. Bei *L. Burmanni* sind sie an der Oberseite etwa doppelt so hoch und breit als an der Unterseite, auch sind die über subepidermalen Rippen liegenden Zellen breiter und unregelmäßiger geformt als die das Assimilationsgewebe bedeckenden, was sonst meist umgekehrt ist. Alle vier Arten besitzen am Rande der Blätter ein- bis

mehrzellige Zähne, vereinzelt kommen einzellige auch auf der Blattfläche vor. Spaltöffnungen verteilen sich bei *L. angustatum* und *filiforme* ziemlich gleichmäßig auf Ober- und Unterseite, bei den beiden andern Arten kommen sie nur an der Unterseite vor; sie liegen meist geradlinig hintereinander. Die Schließzellen sind bei den beiden ersteren Arbeiten etwas eingesenkt; die zapfenförmig gegeneinander geneigten Vorsprünge der Nebenzellen-Außenwände bilden einen ziemlich großen äußeren Vorhof. Die Atemhöhlen sind von mittlerer Größe und werden — auf dem Querschnitt — bei *L. angustatum* und *filiforme* von zwei gestreckten Zellen trichterförmig abgegrenzt, bei den beiden andern Arten jedoch von drei rundlichen mit seitlichen Fortsätzen aneinander stoßenden Zellen gebildet, deren Membran nach der Atemhöhle zu etwas verdickt ist.

Im Mesophyll finden wir bei *L. angustatum* und *filiforme* an der Ober- und Unterseite zwei bis drei Schichten Palissadenzellen, an welche sich mit Übergangsformen bei *L. angustatum* Schwammparenchym mit großen Interzellularen, bei *L. filiforme* polyedrisches Parenchym mit nur kleinen Zwischenräumen anschließt. *L. filiforme* besitzt ein zusammenhängendes, zentrales großluniges und dünnwandiges Wassergewebe, *L. angustatum* eine ganze Anzahl solcher Gewebepartien, welche mit den Gefäßbündeln alternieren. Bei *L. Burmanni* findet sich unter der Epidermis ein meist einschichtiges Hypoderma, bei *L. involucratum* ein solches von stellenweise acht Schichten. Das Assimilationsgewebe ist bei diesen beiden Arten nicht senkrecht zur Blattfläche, sondern parallel der Längsachse gestreckt, wie wir dies schon bei einigen *Schoenus*-Arten gesehen haben. An dem durch Mazeration isolierten Zellen sieht man auch hier mehrfache Einschnürungen — meist fünf — wodurch zahlreiche Interzellularen entstehen. Bei allen vier Arten enthält das Mesophyll gerbstoffführende Zellen, bei *L. angustatum* sind solche öfters von einem Kranz von Palissadenzellen umgeben. Luftlücken kommen nicht vor.

Das mechanische System ist am stärksten bei *L. angustatum* ausgebildet (Fig. 17). Rings um das Blatt verläuft unter der Epidermis in regelmäßigen Abständen eine Reihe von Rippen — an der (flachen) Oberseite zählte ich deren 49, an der (gewölbten) Unterseite 55 —, welche im Verein mit der starken Oberhaut allein schon dem Blatt eine ziemliche Festigkeit verleihen, außerdem sind noch die Blattecken mit einer auf dem Querschnitt hufeisenförmigen Sklerenchymunterlage versehen, und ferner in der Mitte des Blattes eine Reihe von etwa 16 „inneren Trägern", welche, nicht mit den subepidermalen Rippen verbunden, aus je zwei durch eine starke Sklerenchymlage verbundenen und davon auch mehr oder weniger eingehüllten Gefäßbündelsträngen bestehen. Diese Träger sind übrigens nicht gleich, sondern einige davon weniger kompakt oder sogar von so lockerer Struktur, daß sie kaum noch als Träger betrachtet werden können. Im Assimilationsgewebe zerstreut findet sich

ebenfalls noch eine Anzahl kleinerer Rippen von rundlichem Querschnitt. *L. filiforme* besitzt eine rings um die Epidermis verlaufende Reihe von etwa 34 keilförmigen Rippen. Im Blattinnern trifft man nur schwache Sklerenchymbeläge der Gefäßbündel. Bei *L. involucratum* liegt an der Oberseite rechts und links am Blattrande je eine breite, von etwa 15 Epidermiszellen überdeckte subepidermale Rippe, an der Unterseite sehen wir etwa 23 gefäßbündelführende Rippen, welche meist nur bis an das Wassergewebe reichen, doch setzen sich einige auch noch nach oben hin fort und bilden I-Träger. Das Blatt von *L. Burmanni* hat wie dasjenige von *L. involucratum* an den Rändern der Oberseite je eine subepidermale Rippe, ferner sieben bis acht größere I-förmige Träger und noch einige kleinere gefäßbündelführende Rippen.

Die Gefäßbündel von *L. angustatum* liegen in einer Doppelreihe und kehren einander den Xylemteil zu. Nur in den Blattecken bemerkt man je ein oder auch zwei einzelne Bündel, welche den Holzteil dem Zentrum des Blattes zuwenden. Der Querschnitt der Bündel, auch der kleineren, ist meist elliptisch, in der Mitte etwas verbreitert und läßt zwei, seltener drei oder vier größere Gefäße erkennen. Die Gefäßbündel der anderen Arten verhalten sich ebenso, bei *L. filiforme* liegen sie annähernd in einem Kreise, bei *L. Burmanni* und *involucratum* wird ihre Anordnung durch die subepidermalen Rippen, in welche sie eingebettet sind, bestimmt. Die Sklerenchymscheide ist ziemlich dickwandig, über derselben liegt eine geteilte, seltener geschlossene Parenchymscheide. Bei *L. Burmanni* wird die Sklerenchymscheide von besonders starken, mit zusammenfließenden Poren versehene Sklereiden gebildet, welche im trockenen Zustand ziemlich spröde sind, weshalb beim Schneiden die Gefäßbündel häufig herausfallen.

Kieselkegel kommen bei allen vier Arten in den über Sklerenchym liegenden Epidermiszellen vor, doch meist nicht in kontinuierlichen Reihen, sondern in Abständen, bei *L. angustatum* nur am Blattrande. Bei *L. Burmanni* finden sie sich außerdem auch über dem Assimilationsgewebe, was, wie schon vorher erwähnt, von den bisherigen Autoren bestritten wurde. *L. angustratum* besitzt bisweilen verkieselte Gefäßwandungen. Sonst weisen hauptsächlich die Zähne starke Verkieselung auf. Alle vier Arten ergaben wenigstens partielle Kieselskelette.

### *Tricostularia* Nees.

Untersucht: *Tr. compressa* Nees.

Allgemeines:

Die Blattspreite ist kaum 1 mm lang, die Blattscheide etwa 2 cm lang und hoch hinauf geschlossen.

Spezielles:

Der Querschnitt des Blattes ist halbmondförmig. Die Epidermiszellen der Oberseite sind von länglicher Rechteckform und

auf dem Querschnitt etwa doppelt so hoch und breit als die der Unterseite. Von letzteren sind diejenigen, welche über subepidermalen Rippen liegen, breiter als die übrigen und besitzen dünnere Wandungen mit Ausnahme der Basalwände, welche verdickt sind und die bekannten Kieselkegel tragen.

Spaltöffnungen finden sich nur an der Unterseite. Während Schließ- und Nebenzellen nichts Bemerkenswertes bieten, wird die Atemhöhle von Zellen gebildet, deren nach dem Blattinnern gerichtete Wandung stark verdickt ist, während die dem Lumen der Atemhöhle zugewendete ganz dünn ist (Fig. 20). An einem von der Kehrseite betrachteten Flächenschnitt kann man beobachten, daß vier bis sechs parenchymatische Zellen die Atemhöhle umgeben.

Unter der Epidermis der Oberseite liegt ein mehrschichtiges, farbloses, großzelliges Wassergewebe, auf welches das Assimilationsgewebe folgt. Dieses wird von nur wenig gestreckten, gleichförmigen Zellen gebildet. Einige davon führen Gerbstoff. Luftlücken sind nicht vorhanden.

Die mechanischen Elemente werden durch fünf an der Unterseite in ziemlich regelmäßigen Abständen verteilte subepidermale Rippen dargestellt, an welche sich die Gefäßbündel anschließen.

Diese sind von rundlichem Querschnitt, die Elemente des Xylems von annähernd gleichem Querdurchmesser, das Phloem ist nur schwach ausgebildet.

An Verkieselungen trifft man in den über subepidermalen Rippen liegenden Epidermiszellen die bekannten Kegelvorsprünge an, welche, oft zu fünf oder sechs von gemeinsamer Basis entspringend, Rosetten bilden. Sonst kommen Verkieselungen kaum vor. Ein Kieselskelett war nicht zu erhalten.

In der Blattscheide sind die Sklerenchymrippen zahlzeicher und stärker, führen jedoch zum Teil keine oder nur ganz rudimentäre Gefäßbündel. Die Spaltöffnungen sind weniger zahlreich und das Assimilationsgewebe reduziert.

Zwischen den Rippen finden sich größere Luftlücken. In der Epidermis bemerkt man, von der Fläche her oft vier bis fünf Reihen von Kieselrosetten nebeneinander.

### *Decalepis* Boeck.

Untersucht: *D. Dregeana* Boeck.

Allgemeines:

Ein ungefähr 1 dm langes rinnenförmiges Blatt mit oben offener Scheide.

Spezielles:

Der Querschnitt des Blattes ist winklig gebrochen, jedoch ohne vorspringende Mittelrippe.

Die Epidermiszellen der Oberseite sind wieder blasenförmig und zeigen, von der Fläche gesehen, die Eigentümlichkeit, daß

sie fast durchweg quer gestreckt sind; dasselbe ist der Fall bei denjenigen Epidermiszellen der Unterseite, welche über subepidermalen Rippen liegen; die übrigen sind, abgesehen von den Schließ- und Nebenzellen der Spaltöffnungen, von unregelmäßiger Gestalt. Die über den Rippen befindlichen Oberhautzellen enthalten oft drei große Kieselkegel nebeneinander und sind größer als die übrigen Zellen der Epidermis. Spaltöffnungen finden sich nur an der Unterseite; sie sind ziemlich zahlreich und unregelmäßig verteilt, zwischen ihnen kann man häufig Kurzzellen beobachten. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der Epidermis, die Schließzellen sind weitlumiger als bei den vorher beschriebenen Arten, die Atemhöhle ist von mittlerer Größe. Der Blattrand ist mit langen spitzen Zähnen besetzt.

Unter der oberen Epidermis liegt ein stellenweise zweischichtiges Hypoderma, dessen Zellen meist etwas größer, besonders auch länger sind als die Epidermiszellen — jedoch nicht schlauchförmig wie bei *Cyclocampe* — und fast durchweg Gerbstoff führen. Dasselbe hört in der Nähe des Blattrandes ohne Übergangsformen auf und ist über der Mittelrippe unterbrochen. Das Assimilationsgewebe erscheint auf dem Querschnitt ziemlich gleichförmig und die einzelne Zelle fast isodiametrisch, auf dem Längsschnitt dagegen sieht man, daß die Zellen in der Richtung der Längsachse gestreckt sind und mehrere Einschnürungen aufweisen. Vereinzelt zeigen sie gerbstoffreichen Inhalt. Größere Luftlücken sind nicht vorhanden.

An der Unterseite befinden sich etwa 13 breite, nach dem Blattinnern zu sich keilförmig verjüngende und die Gefäßbündel sichelförmig umfassende subepidermale Rippen. Die an der Oberseite weniger zahlreichen Rippen beginnen hier erst unter dem Hypoderma, nur ausnahmsweise sind einige Sklerenchymfasern zwischen die Zellen jenes Gewebes hineindrängt. Bei einem kleineren Blatte fand ich außerdem noch an der Oberseite in der Nähe des Blattrandes eine dünne, nach der Mitte zu stärker werdende Sklerenchymrippe, an welche sich dann das Hypoderma anschließt.

Die Gefäßbündel — etwa 21 — sind meist von elliptischem, in der Mitte verbreitertem Querschnitt, die kleineren mehr rundlich, und haben zwei in der Mitte rechts und links — bei den kleineren Bündeln mehr nach oben — liegende größere Gefäße. Zwei Scheiden sind vorhanden, eine von gleichmäßig dickwandigen Zellen gebildete Sklerenchymscheide und eine zweiteilige Parenchymscheide.

Die Verkieselungen sind fast ganz auf die Epidermis beschränkt. An der Unterseite kommen in den meisten Zellen (Fig. 22) — die Schließ- und Nebenzellen natürlich ausgenommen — schöne, wohl ausgebildete Kegel vor, häufig zu dreien nebeneinander und bisweilen Rosetten bildend, nicht nur in den über subepidermalen Rippen liegen Zellen, sondern auch in denjenigen, welche über dem Assimilationsgewebe liegen und hier verdickte Basalwände besitzen; diese letzteren sind meist ebenfalls mit

verkieselt und senden, wie bei *Oreobolus*, noch kleine Kieselzapfen zwischen die anschließenden Sklerenchymfasern. Die Epidermiszellen der Oberseite besitzen fast alle eine verkieselte Kutikula und einen inneren Kieselbelag der Außenwände. Die dazwischen liegende Membran ist nicht verkieselt. Die inneren Beläge sind von verschiedener Stärke und erscheinen, von der Fläche betrachtet, in Phenol als rosafarbene Scheiben. Seltener sitzen sie an den Radialwänden. Einzelne Zellen sind vollständig mit Kieselsäure ausgefüllt.

Die Blattscheide besitzt weder Assimilationsgewebe noch Spaltöffnungen. Die mechanischen Elemente sind hier stärker entwickelt und werden von dickeren Fasern gebildet. Die Kieselkegel sind kleiner und kommen nur über Sklerenchymgewebe vor. Die sie enthaltenden Zellen besitzen viel dünnere Außenwände als die übrigen.

### *Cladium* R. Br.

Untersucht: *Cl. germanicum* Schrad.

Allgemeines:

Ein über meterlanges, etwa bis 1 dm über der Blattscheide rinnenförmiges, weiter oben winklig gebrochenes, nach der Spitze zu dreikantiges Blatt.

Spezielles:

Diese Art wurde schon von Duval-Jouve[1]) untersucht, jedoch nur auf „cellules à fond conique". Er erwähnt, daß das Blatt große Gefäßbündel besitzt, deren Sklerenchymbelege an die Ober- und Unterseite des Blattes stoßen, und daß die das Sklerenchymgewebe bedeckenden Epidermiszellen kegelförmig verdickte Basalwände haben.

Der Querschnitt des Blattes zeigt, der sich ändernden äußeren Form entsprechend, ganz verschiedene Gestalt. Im unteren Teile des Blattes ist derselbe sichelförmig; etwas weiter nach oben erhält die Sichel in der Mitte der Oberseite eine Einsenkung.

Weiter aufwärts tritt anstelle der Einsenkung eine nach oben konvexe Wölbung, wodurch nach rechts und links eine flache Rinne entsteht. Höhergehend finden wir dann in der Mitte der Oberseite eine schmale, tiefe, nach der Blattspitze zu sich wieder verflachende Rinne, gleichzeitig beginnt die Mittelrippe an der Unterseite hervorzutreten. Endlich im obersten Teile des Blattes hat der Querschnitt die Form eines fast gleichzeitigen Dreiecks mit schwach konkaven Seiten.

Die Zellen der Epidermis sind von der Fläche gesehen meist von länglicher Rechteckform, diejenigen, welche Sklerenchymgewebe bedecken, sind länger und schmäler als die übrigen. Die Längswände sind immer gewellt, die Querwände dagegen nicht. Nach der Blattspitze zu werden die Zellen kürzer. Auf dem Querschnitt sind die Epidermiszellen an Ober- und Unterseite etwa gleich groß, die Außenwände sind etwas vorgewölbt

---

[1]) a. a. O. S. 216.

und dreimal so stark als die Innenwände. Stärker noch sind sie am Blattrande. Hier ist auch die im übrigen ziemlich dünne Kutikula stärker ausgebildet. Große und mehrzellige Zähne finden sich an den Blatträndern und von der Mitte des Blattes ab nach der Spitze zu auch über der Mittelrippe.

Spaltöffnungen sind an Ober- und Unterseite in ungefähr gleicher Anzahl vorhanden. Die Schließ- und Nebenzellen liegen eingesenkt, so daß man, wenn man von der Fläche hoch einstellt, dieselben zunächst nicht sieht, indem sie von den nahe zusammentretenden starken Außenwandungen der Nachbarzellen verdeckt werden (Fig. 23). Die Schließzellen selbst sind klein, ebenso die Atemhöhlen.

Unter der Epidermis liegt an der Oberseite des Blattes über der Mittelrippe ein Hypoderma, welches im Verein mit den darüberliegenden Epidermiszellen das Gelenk darstellt. Es wird von fünf bis sechs Zellenreihen gebildet, deren obere drei stark senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind und drei- bis viermal stärkere perikline als antikline Wände besitzen. So ist das Bild in der Mitte des Blattes. Im unteren Teile desselben fehlt das Gelenk, während oberhalb der Mitte die gestreckten Hypodermazellen nur noch in zwei, dann nur noch in einer Reihe vorhanden sind und schließlich nach der Spitze zu ganz verschwinden.

Das Assimilationsgewebe wird von wenig gestreckten meist polyedrischen Zellen gebildet und ist von großen Luftkanälen durchbrochen, in denen sich Diaphragmen vorfinden. Die direkt unter der Epidermis liegenden Zellen sind überhaupt nicht gestreckt. Erst nach dem Blattinnern zu finden sich Zellformen, welche an Palissaden erinnern. Einzelne Zellen, auf dem Querschnitt annähernd kreisrund, auf dem Längsschnitt von länglicher Rechteckform, sind von beträchtlicher Größe und führen Gerbstoff.

An mechanischen Elementen erscheinen im unteren Teile des Blattes außer den Belägen der Gefäßbündel zahlreiche, aber meist schwache Sklerenchymstränge, welche die Epidermis fast nie berühren, sondern von derselben durch meist zwei oder drei Reihen farbloser parenchymatischer Zellen getrennt sind. Von der Mitte des Blattes ab haben sich die Sklerenchymstränge ausnahmslos an die Epidermis angelegt, ferner findet sich ein System von mehr oder weniger kompakten I-Trägern, zehn in jeder Blatthälfte, während die Mittelrippe nur unterseitig einen starken Sklerenchymbelag zeigt, welcher jedoch nicht nach dem Scheitel gerichtet ist, sondern sich seitlich — von der Oberseite her betrachtet nach rechts — an die Epidermis anlehnt. In der Nähe der Blattspitze haben wir nur noch zwei Träger, welche, je von der Mitte der Unterseite einer Blatthälfte entspringend, unter einem Winkel von 90° einander zugeneigt sind und schließlich an der Oberseite verschmelzen.

Von den Gefäßbündeln liegen die stärkeren stets an der Unterseite des Blattes. Ich zählte ihrer im unteren Teil des Blattes 19; sie sind mit Ausnahme der Mittelrippe stets mit den an der Oberseite liegenden, etwas kleineren Bündeln durch

schlanke Sklerenchymbänder zu I-Trägern verbunden. Außerdem finden wir an Ober- und Unterseite in ziemlich regelmäßigen Abständen — meist in der Mitte zwischen zwei Trägern — Bündel zweiter Ordnung, welche im unteren Teile des Blattes noch keine Träger bilden, und schließlich unregelmäßig verteilt kleine Bündel dritter Ordnung. Sämtliche oberseitigen Fibrovasalstränge sind mit ihrem Xylemteile dem Blattinnern zugewandt. Die Hauptbündel haben einen zur Blattfläche senkrecht gestreckten elliptischen Querschnitt. In der Mitte, wo sie größtenteils zwei (bisweilen auch drei oder vier) große Gefäße besitzen, sind sie etwas verbreitert. Die Ringgefäße des primären Xylems sind zuweilen ebenfalls ziemlich weitlumig. Die Bündel zweiter Ordnung sind auf dem Querschnitt auch elliptisch, doch schon mehr rundlich, während die kleinsten, welche im Xylem oft nur Ring- und Spiralgefäße führen, in ihrem Querschnitt sich der Kreisform nähern. In allen Bündeln findet man nicht selten Zellen oder Gefäße, welche gerbstoffreichen Inhalt besitzen. Die die Gefäßbündel umschließenden, immer nur einschichtigen Sklerenchymscheiden sind, ähnlich wie bei manchen früher beschriebenen Arten, um das Phloem herum, stärker entwickelt, als um das Xylem, und zwar sind die dem Innern des Gefäßbündels zugekehrten Wandungen bedeutend (vier- bis fünfmal) stärker als die äußeren und haben ziemlich weite, bisweilen zusammenfließende Poren. Die farblose Parenchymscheide läuft bei den größeren Bündeln an beiden Seiten der Träger entlang, bei den kleineren ist sie von hufeisenförmigem Querschnitt. Bemerkenswert ist noch, daß die Mittelrippe nicht ganz in der Medianlinie des vorspringenden Kieles liegt, sondern etwas nach rechts, was namentlich im obersten Teile des Blattes deutlich hervortritt.

Die Verkieselung im Blatte von *Cladium germanicum* ist, wenigstens bei dem vorliegenden Exemplar, keine starke. Aus dem unteren Teile des Blattes bleibt nach dem Glühen nichts erhalten als die Zähne, z. T. mit den verkieselten Wandungen der angrenzenden Zellen, sowie die bekannten Kieselkegel, diese letzteren stets zu mehreren auf gemeinsamer Basis. Im oberen Teile, ja schon von der Mitte des Blattes ab, hat die Epidermisaußenwand eine verkieselte Kutikula, auch sind stellenweise die Schließ- oder Nebenzellen der Spaltöffnungen verkieselt. Hier fand ich zum ersten Male die Kieselkegel auch im Blattinnern (siehe Fig. 24 u. 25), und zwar in Zellen der farblosen Parenchymscheide, welche die Gefäßbündel und die Seiten der Sklerenchymstränge umgibt. Die darunter liegende Zellwand ist in diesen Fällen nicht verdickt.

### *Remirea* Aubl.

Untersucht: *R. maritima* Aubl.

Allgemeines:

Das Blatt ist 4—5 cm lang, 0,5 cm breit und besitzt eine nach unten vorspringende Mittelrippe, über welcher sich an der Oberseite eine rinnenförmige Einsenkung befindet.

Spezielles:

Die Epidermiszellen haben eine starke Außenwand, nicht immer regelmäßige Rechteckform, und sind an der Oberseite etwas größer als an der Unterseite. An der letzteren und oberseits am Rande des Blattes sind einzelne kleinere Zellen, welche über Sklerenchym liegen, mit dünnen und infolgedessen etwas eingerückten Außenwänden versehen; dieselben besitzen kleine papillenähnliche Kutikulavorsprünge, und springt die Kutikula der benachbarten Zellen ein wenig in die Vertiefung vor. Die Spaltöffnungen liegen geradlinig hintereinander nur an der Unterseite, meist eine, seltener zwei Epidermiszellen zwischen sich lassend. Die Atemhöhlen werden auf dem Querschnitt von zwei sichelförmig gekrümmten Parenchymzellen begrenzt. Am Blattrand finden sich mehrzellige spitze Zähne.

Unter der oberen Epidermis liegt ein außerordentlich großzelliges, zwei- bis vierschichtiges Wassergewebe, dessen antikline Wände häufig gewellt oder unregelmäßig gekrümmt sind; die Zellen sind von quergestreckt-cylindrischer Form und führen zum Teil Gerbstoff. Das Assimilationsgewebe besteht meist aus vertikal gestreckten Zellen, welche zum Teil kranzartig um die kleineren Gefäßbündel angeordnet sind.

An mechanischen Elementen finden wir an der Unterseite und am Rande der Oberseite des Blattes in ziemlich regelmäßigen Abständen wiederkehrende subepidermale Rippen, welche nur dünn und etwas in die Epidermis vorgeschoben sind.

Etwa 19 größere Fibrovasalstränge von verkehrt-eiförmigem Querschnitt durchziehen das Blatt, außerdem aber noch sehr viele im Chlorophyllgewebe verstreute, kleine, zum Teil ganz rudimentäre Bündel von rundlicher Querschnittsform. Die größeren Gefäßbündel besitzen zwei Hauptgefäße und im Xylem die bereits mehrfach erwähnte Lücke, welche Ringgefäße enthält. Einzelne Xylemelemente führen Gerbstoff. Die Bündel haben nur eine, aus ziemlich dickwandigen verholzten Sklerenchymzellen gebildete Scheide.

Verkieselt sind die Kutikula, welche in Karbolsäure als rosafarbener Belag der Außenwand erscheint, und die Spitzen der Zähne. In den Epidermiszellen über Sklerenchym finden sich — meist nur in einer Reihe — Kieselrosetten, wie sie bei *Trianoptiles* beschrieben wurden.

### *Actinoschoenus* Benth.

Untersucht: *A. filiformis* Benth.

Allgemeines:

Das Blatt ist sehr klein und zart, die Blattspreite ca. 1,5 mm lang und 1 mm breit, die Scheide ca. 2 cm lang.

Spezielles:

Die Epidermiszellen sind ziemlich regelmäßig langgestreckt rechteckig; diejenigen, welche über Sklerenchym liegen, im un-

teren Teil des Blattes und in der Scheide bisweilen geradezu lineal. Die Kutikula ist mit kleinen, den Windungen der antiklinen Wände folgenden, alternierend angeordneten und der Mittellinie jener Wände zugewandten Höckern besetzt, wie wir dies bei *Cyclocampe* gesehen haben, nur daß sie hier auch über den Querwänden vorkommen. Die Spaltöffnungen sind beiderseits wenig zahlreich und liegen in der Höhe der Epidermis; die Schließ- und Nebenzellen sind, von der Fläche gesehen, lang und schmal. Manche Epidermiszellen besitzen gerbstoffreichen Inhalt. Am Blattrande stehen kleine einzellige Zähne.

Das Mesophyll wird von gleichförmigen Zellen gebildet. welche zum Teil Gerbstoff führen, und ist von Luftlücken durchbrochen.

Die mechanischen Elemente sind sehr schwach ausgebildet und bestehen nur aus drei kleinen subepidermalen Rippen, welche jeweilig unter den größeren Gefäßbündeln, jedoch nicht mit denselben verbunden, an der Unterseite liegen.

Die Gefäßbündel, an Zahl fünf, sind von rundem Querschnitt, haben meist mehrere (drei bis fünf) größere Gefäße und schwach entwickeltes Phloem. Sie werden von zwei rund herumlaufenden Scheiden, einer Sklerenchym- und einer Parenchymscheide umschlossen.

Die Verkieselung der Kutikula ist nur schwach, stark dagegen diejenige der kleinen, bei der Besprechung der Epidermis geschilderten Höcker. Außerdem kommen in Epidermiszellen, welche über den subepidermalen Rippen liegen, die bekannten Kieselhütchen, zum Teil mit kleinen Auswüchsen, vor. Beim Glühen ergab sich ein zartes Kieselskelett.

In der Blattscheide sind die subepidermalen Rippen etwas zahlreicher und stärker; unter dem Hauptgefäßbündel liegt hier nicht eine Rippe, sondern dieselbe hat sich in zwei Äste gegabelt, zwischen denen Spaltöffnungen vorkommen. Kieselkegel besitzt die Scheide nicht.

## *Rhynchospora* Vahl.

Untersucht: *Rh. alba* Vahl — *aurea* Vahl — *bromoides* Kunth — *cymosa* Nutt. — *fusca* Vahl — *glauca* Vahl — *glomerata* Vahl — *gracilenta* Gray — *inexpansa* Vahl — *longispicata* Boeck. — *macrostachya* Torr. — *marisculus* Nees — *megalocarpa* Gray — *micrantha* Vahl — *polyphylla* Vahl — *rufa* Boeck. — *Schiedeana* Kunth — *Torreyana* Gray — *thyrsoides* Nees et Meyen — *Wallichiana* Kunth — *Wightiana* Steud.

### Allgemeines:

Von *Rhynchospora* standen mir 23 Arten zur Verfügung, deren Blätter verschiedene Dimensionen, doch meist dieselbe äußere Form besitzen. Diejenigen von *Rhynchospora gracilenta*, *micrantha* und *Wightiana* sind nur wenige Zentimeter lang und kaum 1,5 mm breit, während sie bei *Rh. aurea*, *bromoides* und *thyrsoidea* 4—5 cm lang und etwa 1 cm breit sind. Fast alle

untersuchten Blätter sind winklig gebrochen, nur dasjenige von *Rh. Wallichiana* hat einen sichelförmigen Querschnitt und das von *Rh. longispicata* ist in seinem Hauptteile fast zylindrisch, stengelähnlich, nur im unteren Teile flach rinnenförmig.

Spezielles:

In der oberen Epidermis finden wir durchweg „Blasenzellen“, wenn auch in ganz verschiedener Anordnung. Bei den meisten Arten bedecken sie die ganze Oberfläche des Blattes mit Ausnahme eines schmalen Randstreifens an beiden Seiten. Bei dem sehr zarten Blättchen von *Rh. micrantha* sind sie von besonderer Größe und nehmen in der Gegend der Mittelrippe mehr als die Hälfte der Dicke des ganzen Blattes ein, ähnlich wie ich es früher bei *Trianoptiles* beschrieben habe. Nur sind hier die Zellen außerdem noch sehr breit, sodaß unter einer sieben bis acht Palissadenzellen Platz haben; dasselbe finden wir bei *Rh. macrostachya*, jedoch sind hier die Zellen nicht so hoch und häufig unten breiter als oben (Fig. 40). Die Blasenzellen sind nicht immer untereinander gleich groß. So nehmen sie bei *Rh. fusca* vom Rande nach der Mittelrippe hin an Höhe zu, um über der letzteren wieder kleiner zu werden. Meistens ist das Gegenteil der Fall. Es sind nämlich gewöhnlich die Blasenzellen über der Mittelrippe am größten bezw. höchsten. Bei *Rh. macrostachya* nehmen die Blasenzellen wellenförmig an Höhe ab oder zu, dem Hervor- oder Zurücktreten des Mesophylls folgend. *Rh. longispicata* hat in der Mitte des Blattes nur vier Blasenzellen, welche in der rechten Hälfte der Oberseite liegen und oben schmäler sind als unten. Nach dem unteren Teil des Blattes zu, wo der Querschnitt sichelförmig wird, werden diese Zellen zahlreicher. Einige Blätter haben die Blasenzellen nur an bestimmten Stellen und zwar zeigt *Rh. Wightiana* dieselben nur über der Mittelrippe und dann in zwei schmalen Streifen je in der Nähe des Blattrandes. Bei *Rh. recurvata* liegen sie nur über der Mittelrippe. Bei *Rh. Torreyana* dagegen fehlen sie gerade hier, während sie an den Seiten vorhanden sind.

Von der Fläche gesehen, erscheinen die Blasenzellen meist in ziemlich regelmäßiger Rechteckform, bald langgestreckt, wie bei *Rh. aurea*, bald kürzer wie bei *Rh. polyphylla*, sie liegen stets in geraden Längsreihen. Die Zellen der unteren Epidermis bieten nichts sonderlich Bemerkenswertes.

Sämtliche untersuchten Arten haben an den Blatträndern ein- oder mehrzellige Zähne; außerdem kommen solche auch auf der Blattfläche vor. Mehrzellige Zähne besitzt die Oberseite des Blattes von *Rh. recurvata*, einzellige finden wir an der Blattoberseite von *Rh. polyphylla*, *Schiedeana* und *bromoides* und an der Unterseite bei *Rh. mariscudus*. *Rh. bromoides* hat außerdem an der Unterseite vereinzelte lange einzellige Haare, über oder neben den subepidermalen Rippen. Die Zähne von *Rh. Schiedeana* sind dadurch eigentümlich, daß sie bald nach der Spitze des Blattes, bald nach unten gerichtet sind und daß „Zwillingszähne“ vor-

kommen, deren Hälften nach entgegengesetzten Richtungen stehen.

Die Spaltöffnungen liegen bei sämtlichen untersuchten Arten an der Unterseite. Nur bei *Rh. macrostachya* fand ich ausnahmsweise auch zwischen den Blasenzellen eine Spaltöffnung. Die Schließzellen liegen immer in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen und haben meist kleine Nebenzellen. Auf dem Flächenschnitt von *Rh. thyrsoides*, *Wallichiana* und *Wightiana* findet man die Spaltöffnungen gradlinig hintereinander, doch nicht in großer Anzahl. Bei *Rh. inexpansa* und *rufa* sind sie unregelmäßig verstreut und etwas zahlreicher. Die Atemhöhlen sind sehr klein bei *Rh. longispicata*, relativ groß bei *Rh. aurea*. Kurzzellen habe ich bei dieser Gattung nicht beobachtet.

Unter der Epidermis der Oberseite befindet sich bei einigen Arten ein Hypoderma und zwar bei *Rh. cymosa* unter der ganzen Epidermis, sonst immer nur an der Mittelrippe, hier im Verein mit den meist vorhandenen Blasenzellen das „Gelenk" bildend. Solche Hypodermalzellen treffen wir bei *Rh. fusca* nur vier bis fünf auf dem Querschnitt, bei *Rh. bromoides* und *marisculus* zehn bis zwölf. Bei *Rh. megalocarpa*, *rufa* und *thyrsoidea* ist das Hypoderma zweischichtig, die untere Schicht stets erheblich schmäler als die obere. Bei *Rh. rufa* bedeckt das Hypoderma nicht die Mittelrippe, sondern liegt rechts und links davon.

Das Mesophyll ist meist außerordentlich zartwandig und bei einigen Herbar-Exemplaren derartig kollabiert, daß man nur mit Mühe noch die Form der Zellen erkennen kann. Bisweilen kommt hier der gerbstoffreiche Inhalt einiger Zellen zu Hülfe, welcher vielfach zu einem festen Körper erhärtet ist, der einen Ausguß der betreffenden Zellen darstellt und so deren Form erkennen läßt. Nicht selten findet man an Ober- und Unterseite des Blattes Palissadenzellen; bei *Rh. alba* und *megalocarpa*[1]) sind sie an der Unterseite fast besser entwickelt. Sie stehen meist senkrecht zur Blattoberfläche und erscheinen von der Fläche gesehen als Kreise. Bei *Rh. inexpansa* finden wir strahlige Anordnung der Palissaden um die Gefäßbündel. Allgemein ist das Mesophyll in ziemlich regelmäßigen Abständen von Luftkanälen unterbrochen, in welchen Diaphragmen vorkommen, welche bei einigen Arten z. B. *Rh. aurea* von sternförmigen Zellen gebildet werden. Gerbstoff findet sich häufig, bald in gewöhnlichen Parenchymzellen, bald auch in langen Schläuchen, oder in größeren rundlichen Zellen, deren Inhalt bei dem Herbarmaterial stets gebräunt ist, und den Flächenschnitten ein gesprengeltes Aussehen verleiht.

An mechanischen Elementen haben sämtliche Arten an der Blattoberseite in der Nähe des Randes je eine subepidermale Rippe, welche jedesmal die Reihe der Blasenzellen abschließt und

[1]) Bei dieser an Ober- und Unterseite in je zwei Schichten.

immer einem kleinen an ihrer Innenseite gelegenen Gefäßbündel als Stütze dient. Isolierte Sklerenchymrippen kommen bei *Rhynchospora* beinahe gar nicht vor, wie überhaupt die mechanischen Elemente hier nicht sehr stark ausgebildet sind. Am schwächsten erscheinen letztere bei *Rh. micrantha* und *Wightiana*, wo nicht nur die Sklerenchymgruppen von geringem Durchmesser sind, sondern auch die einzelnen Fasern keine sehr starken Wände besitzen. Ausgesprochene „Träger" haben eigentlich nur *Rh. Schiedeana* und *megalocarpa*. Bei der letzteren tritt stellenweise das Sklerenchym in die Reihe der Blasenzellen vor, sodaß diese an den betreffenden Stellen bedeutend kleiner sind als sonst. Der Sklerenchymbelag an der Unterseite der Mittelrippe liegt in der Regel — wie bei *Cladium germanicum* — nicht mitten im Blattkiel, sondern seitlich verschoben, nur *Rh. bromoides*, *thyrsoidea* und *Wightiana* machen eine Ausnahme. Bei *Rh. aurea* haben wir im Blattkiel rechts von der Mittelrippe und an beiden Blatträndern an der Unterseite isolierte subepidermale Rippen von länglichem Querschnitt.

Die Zahl der Fibrovasalstränge ist sehr verschieden. *Rh. fusca* hat relativ wenige, nämlich elf, während das ungefähr gleich breite Blatt von *Rh. Wightiana* 27 besitzt, sehr viele für dieses zarte Blättchen. Doppelbündel, wie ich sie u. a. bei *Cladium germanicum* beschrieb, kommen auch bei den dickeren Blättern nicht vor. Der Querschnitt der Bündel ist meist obovat, und sie führen alle zwei oder drei größere, bisweilen (z. B. bei *Rh. aurea*) recht große Gefäße. Bei *Rh. recurvata* und mehreren andern Arten findet man im Xylem jene bereits mehrfach erwähnte Lücke, in welcher sich zwei oder drei Ringgefäße befinden, ohne sie auszufüllen. Manche Tracheiden oder Holzparenchymzellen sind mit gerbstoffreichem Inhalt erfüllt, bei *Rh. aurea* fast in jedem Bündel. Stets sind zwei Scheiden vorhanden, eine Sklerenchym- und eine Parenchymscheide. Die erstere ist fast immer geschlossen und bildet bei manchen Arten, so bei *Rh. alba* und *fusca*, noch eine Brücke, welche Xylem und Phloem voneinander trennt. Bei *Rh. recurvata* trifft man in der Sklerenchymscheide ziemlich starke Sklereiden mit weiten zusammenfließenden Poren. Die Parenchymscheide ist nur bei den kleinen Bündeln geschlossen, bei den größeren liegt sie zu beiden Seiten, ja bisweilen ist sie nur durch wenige Zellen angedeutet; bei *Rh. longispicata* ist die Sklerenchymscheide durchbrochen, und es finden sich rechts und links in der Hälfte des Bündels je zwei gewöhnliche Parenchymzellen als Durchlaßzellen.

Interessant sind die Verkieselungen, wenigstens bei einigen Arten; so könnte man z. B. allein mit den eigentümlichen Kieselkörpern, welche bei *Rh. aurea* vorkommen, eine ganze Tafel füllen. Einige der interessanteren habe ich abgebildet (Fig. 30 bis 35). Diejenigen, welche Figur 32 darstellt, kommen vorzugsweise in den über den Gefäßbündeln liegenden Epidermiszellen vor. Es sind starke Membranverdickungen, ähnlich wie sie

Zimmermann[1]) bei *Cyperus alternifolius* beschrieben hat, nur sind sie bei den *Rhynchosporeen* nicht glatt, sondern stachelig. Sie liegen bald in )(- oder T-Form an mehreren Membranen zugleich, bald auch nur an einer in Form von plankonvexen Scheiben. Außerdem kommen aber noch sehr viele andere Formen vor, tropfenähnlich von der Außenwand ins Innere hängend usw. Auch sind bei *Rh. aurea* die Schließ- und Nebenzellen der Spaltöffnungen fast durchweg verkieselt, sodaß es schwer ist, einen guten Schnitt von ihnen zu bekommen. Bei *Rh. armerioides* finden wir ähnliche Kieselkörper wie bei *aurea*, doch nicht von solcher Größe. Die Kieselkegel fehlen bei keiner der untersuchten *Rhynchospora*arten. Sie kommen hier immer nur über Sklerenchym vor und zwar nicht nur in zwei Reihen nebeneinander, wie die früheren Autoren angeben, sondern sie bilden z. B. bei *Rh. glomerata* bis zu zwölf Reihen nebeneinander. Bei *Rh. Schiedeana* fand ich nicht selten wohl ausgebildete Kegel von der Außenwand ins Zellinnere herabhängen, immer in solchen Epidermiszellen, welche gleichzeitig auch auf der Basalwand einen Kegel besaßen (Fig. 13a und b). Bei *Rh. macrostachya* finden wir dieselbe Erscheinung an den antiklinen Wänden. Bei den meisten Arten kommen außer diesen Kegeln nur Verkieselungen der Zähne und bisweilen der Schließ- und Nebenzellen der Spaltöffnungen vor. Das letztere ist ziemlich häufig. Die Außenmembranen sind nirgend im Zusammenhang verkieselt, sodaß vollständige Skelette nicht erhalten wurden.

### *Cyathochaete* Nees.

Untersucht: *C. diandra* Nees.

#### Allgemeines.

Ein ca. 1,5 cm langes, 2,5 mm breites Blatt, im untern Teile rinnenförmig von der Mitte ab nach oben zu etwas konvex gewölbt mit einer kleinen Rinne an der linken Seite (von der Oberseite betrachtet).

#### Spezielles:

Der Querschnitt ist infolge der eigentümlichen äußeren Form des Blattes ganz unsymmetrisch (Fig. 39).

Die Epidermiszellen sind von der Fläche gesehen von schlanker Rechteckform, die über Sklerenchym liegenden etwas kürzer und breiter als die übrigen. Die Außenwand ist von mittlerer Stärke, die über subepidermalen Rippen gelegenen Zellen unterscheiden sich von den übrigen wie bisher. An dem schärferen (rechten) Blattrand wie auch stellenweise sonst finden sich große runde Zähne, welche eine kleine Spitze besitzen. Die Spaltöffnungen liegen an beiden Seiten und meist geradlinig hintereinander, zwischen ihnen nicht selten Kurzzellen. Die

[1]) Zimmermann, A., „Über eigenartige verkieselte Membranverdickungen im Blatte von *Cyperus alternifol.*" (Beitr. zur Morphologie und Physiol. der Pflanzenzelle. Tübingen 1893. pag. 306.)

Gestalt der Stomata ist eigentümlich. Die Schließzellen sind etwas versenkt, und von der Außenwand der benachbarten Zellen neigen sich zahlreiche unregelmäßig geformte Kutikularzapfen über jene hinweg, einen Vorhof bildend. Von der Fläche her sieht man bei hoher Einstellung fast nichts von den Spaltöffnungen, sondern nur jene Kutikular-Vorsprünge. Diese stoßen stellenweise fast aneinander. Ähnliches hat Zingler (a. a. O. pag. 23) bei *Carex*arten beobachtet und abgebildet.

Das Mesophyll besteht aus gleichförmigen nur nach der Mitte des Blattes ein wenig größeren polygonalen Zellen. Diese gleichen auf dem Querschnitt von *Lepidosperma Burmanni*, und man sieht nichts von den Interzellularen. Auf dem Längsschnitt dagegen erkennt man, daß die Zellen wie dort in der Richtung der Längsachse des Blattes gestreckt sind und je nach ihrer Länge durch fünf bis elf Einschnürungen in sechs bis zwölf Abschnitte geteilt werden und ziemlich große rundliche Interzellularen bilden. Einige Zellen besitzen gerbstoffreichen Inhalt, welcher sich bei dem vorliegenden Herbarmaterial gebräunt hat und die Zellform deutlich erkennen läßt.

Die mechanischen Elemente werden, ähnlich wie bei *Lepidosperma angustatum* von einer Reihe subepidermaler Rippen von rechteckigem bis dreieckigem Querschnitt dargestellt, von denen nur einige die Gefäßbündel „stützen". Die scharfe Kante des Blattes ist mit einer Sklerenchymrippe von hufeisenförmigem Querschnitt unterlegt. Im Blattinnern finden sich außerdem noch größere Komplexe von Sklerenchym an die Gefäßbündel angelehnt. Die einzelnen Fasern sind hier zum Teil sehr weitlumig.

Die Gefäßbündel sind nicht regelmäßig angeordnet. Sie sind von obovatem, die kleineren von rundlichem Querschnitt und besitzen immer einige größere Gefäße und zwei konzentrische Scheiben.

An Verkieselungen finden wir in den über Sklerenchym liegenden Epidermiszellen neben regelmäßigen Kieselkegeln solche, die mit kleinen Auswüchsen, welche ebenfalls Kegelform besitzen, versehen sind und daher von der Fläche gesehen als Rosetten erscheinen. Einzelne Epidermiszellen sind ganz mit Kieselsäure ausgefüllt. Stark verkieselt sind auch die bei den Spaltöffnungen beschriebenen Kutikularvorsprünge. Ein zusammenhängendes Kieselskelett der Kutikula ist nicht zu erhalten. Im Blattinnern besitzen nicht selten die weitlumigen Sklerenchymfasern einen mehr oder weniger kompakten Kieselinhalt.

---

## Ergebnisse.

Dies wäre im wesentlichen, was bei den untersuchten *Rhynchosporeen* anatomisch bemerkenswert ist, und will ich noch einmal die Resultate meiner Untersuchungen kurz zusammenfassen.

Zunächst möchte ich betonen, daß das, was Duval-Jouve von den *Cyperus*arten sagt, nämlich daß 1 cm irgend eines Teiles eines *Cyperus* zur Bestimmung der Art genüge, auch für die *Rhynchosporeen*-Blätter vollkommen zutrifft. Bei der Gattung *Rhynchospora*, von der mir 23 Arten zur Verfügung standen, fand ich stets, wenn auch keine großen, so doch genügende Unterschiede, um die einzelnen Arten nach anatomischen Merkmalen auseinander zu halten. Z. B. ähneln sich die Blätter von *Rh. alba* und *fusca* äußerlich und auf dem Querschnitt sehr, doch kann man sie sofort an dem bei *Rh. fusca* vorhandenen Hypoderma, sowie an der hier etwas eingesenkten Mittelrippe unterscheiden.

Die Blätter der *Rhynchosporeen* besitzen nur wenige gemeinsame Züge. Die Epidermiszellen sind im allgemeinen von der Fläche gesehen länglich rechteckig, bei *Oreobolus* und *Lepidosperma* jedoch unregelmäßig geformt; bei *Decalepis* sind die über dem Sklerenchym liegenden Zellen sogar quergestreckt. Sämtliche untersuchten Arten besitzen Kegelpapillen mit Ausnahme von *Oreobolus pumilio*, *Schoenus apogon* und *Cyclocampe elongata*. Aus diesem Grunde kann man jene Membranverdickungen nicht als ein Familienmerkmal der *Cyperaceen* bezeichnen. Alle untersuchten Blätter haben Zähne am Rande, einige auch an der vorspringenden Mittelrippe und auf der Blattfläche. Haare fand ich nur am oberen Teil der Scheide von *Schoenus lanatus* und *fasciculatus* und auf der Blattunterfläche von *Rh. bromoides*. (Dies widerspricht der in der Einleitung zitierten Bemerkung von Holm: „which are so common in the *Cyperaceae*"). Gerbstoff ist sehr verbreitet und findet sich in fast allen Zellformen, wie auch in den kleineren Gefäßen. Die Gefäßbündel haben mit Ausnahme von *Trianoptiles* immer eine (innere) Sklerenchym- und eine (äußere) Parenchymscheide. Innere Chlorophyllscheiden um die Gefaßbündel, wie sie Rikli bei manchen *Scirpoideen* beobachtete, kommen bei den von mir untersuchten *Rhynchosporeen* nicht vor.

Innerhalb der einzelnen Gattungen findet man gemeinsame, wenn auch nicht durchgehende Züge in den Blattquerschnitten. So haben die verglichenen *Schoenus*-Arten alle einen gedrungenen, meist sichel- bis halbkreisförmigen Querschnitt (als Beispiel habe ich in Fig. 13 den von *Schoenus fasciculatus* abgebildet) kein Gelenk (siehe S. 263) und meist drei Hauptgefäßbündel, welche an der Blattunterseite von Sklerenchymrippen gestützt werden, oder denen unter der Epidermis solche Rippen entsprechen. Bei *Rhynchospora* finden wir fast ausnahmslos einen langgestreckten zweiflügeligen Querschnitt (wie in Fig. 37) mit Gelenk und meist eine mehr oder weniger vorspringende Mittelrippe. Man kann für die Blätter der untersuchten Arten folgende Typen aufstellen:

1. Schmale Blätter, stets ohne Gelenk:
   a) Gefäßbündel in einem oben konkaven, bisweilen sehr flachen Bogen:

*Actinoschoenus filiformis.*
*Oreobolus obtusangulus.*
„ *pumilio.*
*Schoenus apogon.*
„ *axillaris.*
„ *circinalis.*
„ *curvifolius.*
„ *ericetorum.*
„ *fasciculatus.*
„ *flexuosus,*
„ *lanatus,*
*Tricostularia compressa.*

b) Gefäßbündel in einer Ellipse angeordnet:
*Schoenus falcatus.*
„ *ferrugineus.*
*Rhynchospora longispicata* (hier ist dieselbe an einer Stelle der Oberseite unterbrochen).

c) Gefäßbündel in zwei Bogen:
α) dieselben parallel:
*Mesomelaena stygia.*
β) dieselbe mit den konkaven Seiten einander zugewendet:
*Mesomelaena tetragona.*

d) Gefäßbündel in einer dem Umriß einer Niere ähnelnden Linie:
*Lepidosperma filiforme.*
*Schoenus nigricans.*

2. Breitere Blätter:
A. ohne Gelenk:
a) mit I-Trägern:
*Cyclocampe arundinacea.*
„ *elongata,*
*Lepidosperma Burmanni,*
„ *involucratum,*
*Rhynchospora Wallichiana.*
b) ohne Träger:
*Cyathochaete diandra.*
*Lepidosperma angustatum.*
*Trianoptiles capensis.*

B. mit Gelenk:
a) mit Hypoderma:
α) Hypoderma unter der ganzen Oberfläche:
*Asterochaete glomerata,*
*Remirea maritima.*
β) Hypoderma nur in der Mitte der Oberseite:
*Rhynchospora fusca,*
„ *Marisculus.*
„ *megalocarpa.*
„ *thyrsoidea.*

b) ohne Hypoderma:
α) Blasenzellen an der ganzen Oberseite:
*Decalepis Dregeana.*
*Rhynchospora alba.*
" *armerioides,*
" *aurea.*
" *bromoides,*
" *glauca.*
" *glomerata.*
" *gracilenta.*
" *micrantha.*
" *rufa,*
" *Schiedeana,*
" *Torreyana.*
β) Blasenzellen nur über der Mittelrippe und in zwei Randstreifen:
*Rhynchospora Wightiana.*
γ) Blasenzellen nur über der Mittelrippe:
*Rhynchospora recurvata.*

Allgemein anatomisch bemerkenswert wäre sodann folgendes:

Bei *Schoenus lanatus* liegen die Schließ- und Nebenzellen der Spaltöffnungen senkrecht übereinander (Fig. 15).

Es kommen von sklerenchymatischen Zellen ausgekleidete Atemhöhlen vor *(Schoenus curvifolius, Tricostularia compressa).*

Das Mesophyll besteht häufig auch an der Unterseite der Blätter aus Palissadenzellen (S. 263). Bei einer Anzahl Arten *(Cyathochaete diandra, Schoenus curvifolius, Decalepis Dregeana, Lepidosperma Burmanni, Lep. involucratum)* sind die Zellen desselben in der Richtung der Längsachse des Blattes gestreckt und segmentiert (Fig. 41).

Die Kieselkegel kommen nicht nur in der bekannten einfachen Form, sondern auch zu mehreren auf gemeinsamer Basis oder von einem Kranz kleiner Papillen umgeben als Rosetten vor (Fig. 3 u. 4). Man findet sie nicht nur zu zweien nebeneinander und zu zwei bis sechs hintereinander in einer Zelle, sondern auch in vielen — bei *Rhynchospora glomerata* in zwölf — Zellenreihen nebeneinander, bei *Decalepis Dregeana* (Fig. 22) bedecken sie fast die ganze Unterfläche des Blattes. Außerdem treten sie nicht nur über subepidermalen Rippen, sondern auch über dem Assimilationsgewebe (bei *Cyclocampe arundinacea, Decalepis Dregeana* und *Lepidosperma Burmanni*, deren Blätter sämtlich ein in der Richtung der Längsachse gestrecktes Mesophyll besitzen) und im Blattinnern bei *Cladium germanicum* auf (Fig. 24 u. 25). Außer in der erwähnten Form kommen verkieselte Membranverdickungen noch in anderen eigentümlichen Gestaltungen vor, wie ich sie u. a. bei *Rhynchospora* beschrieben und abgebildet habe.

### Verzeichnis der untersuchten Arten.

*Actinoschoenus filiformis* Benth.
*Asterochaete glomerata* Nees.
*Cladium germanicum* Schrad.
*Cyclocampe arundinacea* Benth., *elongata* Benth.
*Decalepis Dregeana* Boeck.
*Lepidosperma angustatum* Hook., *Burmanni* Spreng., *filiforme* Labill., *involucratum* R. et Sch.
*Mesomelaena stygia* Nees, *tetragona* Benth.
*Oreobolus obtusangulus* Gaudich., *pumilio* R. Br.
*Remirea maritima* Aubl.
*Rhynchospora alba* Vahl, *aurea* Vahl, *bromoides* Kunth, *cymosa* Nutt, *fusca* Vahl, *glauca* Vahl, *glomerata* Vahl, *gracilenta* Gray, *inexpansa* Vahl, *longispicata* Boeck., *macrostachya* Torr., *Marisculus* Nees., *megalocarpa* Gray, *micrantha* Vahl, *polyphylla* Vahl, *rufa* Boeck., *Schiedeana* Kunth, *Torreyana* Gray, *thyrsoidea* Nees et Meyen, *Wallichiana* Kunth, *Wightiana* Steud.
*Schoenus apogon* Roem., *axillaris* Poir., *circinalis* Schrad., *curvifolius* Poir., *ericetorum* R. Br., *falcatus* Nees, *fasciculatus* Nees, *ferrugineus* L., *flexuosus* Steud., *lanatus* Labill., *nigricans* Hoppe.
*Trianoptiles capensis* Fenzl.
*Tricostularia compressa* Nees.

---

### Literatur-Verzeichnis.


1. Ambronn, H.: „Über Poren in Außenwänden von Epidermiszellen". (Pringsh. Jahrb. Bd. XIV. p. 82 ff.)
2. Baillon: Histoire des plantes. „Monogr. des Cyperaceae". Paris 1893.
3. de Bary, A.: Vergl. Anatomie d. Veget.-Org. d. Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
4. Bordet, M.: „Recherches anatomiques sur le genre Carex". (Rév. gén. de Bot. 1891. p. 57 ff.)
5. Cario, R.: „Anatomische Untersuch. v. Tristicha hypnoid. Spr." (Bot. Ztg. 1881. p. 24 ff.)
6. Crüger: „Westindische Fragmente". (Bot. Ztg. 1857.)
7. Duval-Jouve: „Etude histotaxique des Cyperus de France".
8. — —: „Sur une forme de cellules épidermiques, qui paraissent propres aux Cypéracées".
9. — — „Diaphragmes vasculifères des monocotyledones aquatiques". (Mémoires de l'académie de Montpellier. Sciences. Tom. VIII.)
10. Gilg, E.: „Beitr. zur vergl. Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae". Inaug.-Diss. Leipzig 1891.
11. Grob, A.: „Beitr. zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter". (Bibl. botan. Stuttgart 1896.)
12. Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884.
13. Holm, Th.: „Studies in the Cyperaceae". (Americ. Journ. of Sience. 1895—1902.)
14. Klinge: „Vergl. histol. Unters. der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln, insbes. der Leitbündel". (Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg. T. XXVI.)

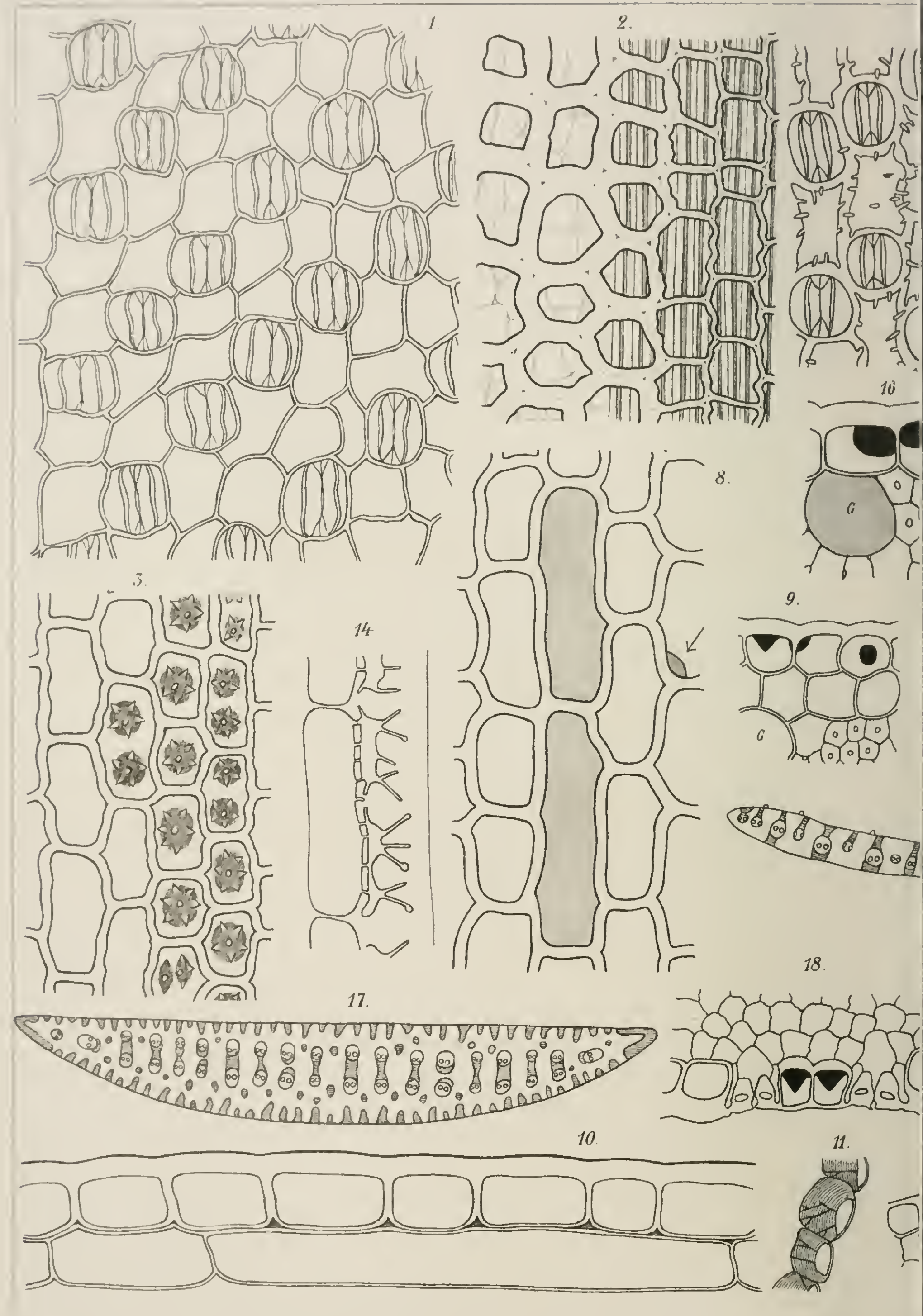
15. Kohl, F. G.: Anatom.-physiol. Unters. der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
16. Küster, E.: „Über die anat. Charaktere der Chrysobalaneen, insbes. ihre Kieselablagerungen". Inaug.-Dissert. Cassel 1897.
17. Lemcke, A.: „Beitr. zur Kenntnis der Gattung Carex Mich." Inaug.-Diss. Königsberg 1892.
18. Mazel, A.: „Etudes d'anatomie comparée sur les organes de végétation dans le genre Carex". Inaug.-Diss. Genf 1891.
19. Mettenius, G.: „Über Hymenophyllaceae". (Abhandlg. d. math.-physikal. Kl. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. VII. Nr. 2.)
20. Miliarakis, Spir.: „Die Verkieselung lebender Elementarorgane bei den Pflanzen". Inaug.-Diss. Würzburg 1884.
21. von Mohl, H.: „Über das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen". (Bot. Ztg. 1861. p. 209 ff.)
22. Palla, E.: „Die Gattungen der mitteleuropäischen Scirpoideen". (Allg. bot. Zeitschr. Karlsruhe 1900. Nr. 10 ff.)
23. — —: „Zur Kenntnis der Gattung Scirpus". (Englers bot. Jahrbücher. Bd. X).
24. Pax, F.: Cyperaceae. (Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien. Bd. II.)
25. Pfitzer, E.: „Beitr. zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen". (Pringh. Jahrb. Bd. VII.)
26. — —: „Über das Hautgewebe einiger Restiaceen". (Ebda.)
27. — —: „Über das Vorkommen von Kieselsäure bei den Orchideen". (Flora. Jahrg. LX. 1877. p. 245.)
28. Rikli, M.: „Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit bes. Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide". (Pringsh. Jahrb. 1895. p. 485 ff.)
29. Sachs, J.: „Ergebnisse einiger neueren Untersuchungen über die in den Pflanzen enthaltene Kieselsäure". (Flora. 1862. p. 33.)
30. Schwendener, S.: „Das mechanische Prinzip im anatom. Bau der Monocotyledonen. Leipzig 1874.
31. — —: „Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen". (Sitz. Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. W. Berlin. Bd. 6. 1889.)
32. Solereder, H.: „Beitr. z. vgl. Anat. d. Aristolochiaceen". (Englers bot. Jahrb. Bd. X. 1889.)
33. Tschirch, J.: „Beitr. z. Anat. u. dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter". (Pringsh. Jahrb. Bd. XIII. 1882.)
34. Westermaier, J.: „Über Bau und Funktion d. pflanzl. Hautgewebe-Systems". (Pringsh. Jahrb. Bd. XIV. 1884.)
35. Wieler, A.: „Beitr. z. Anatomie des Stengels von Saccharum". (Fünfstücks Beitr. zur wissensch. Botanik. Stuttgart 1897.)
36. Wolff, E.: Aschenanalysen. Berlin 1871.
37. Zimmermann, A.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. „Über eigenartige verkieselte Membranverdickungen im Blatt von Cyperus alternifolius". Tübingen 1893.
38. Zingeler, C. Th., „Über die Spaltöffnungen der Carices". Inaug.-Diss. Bonn 1872.

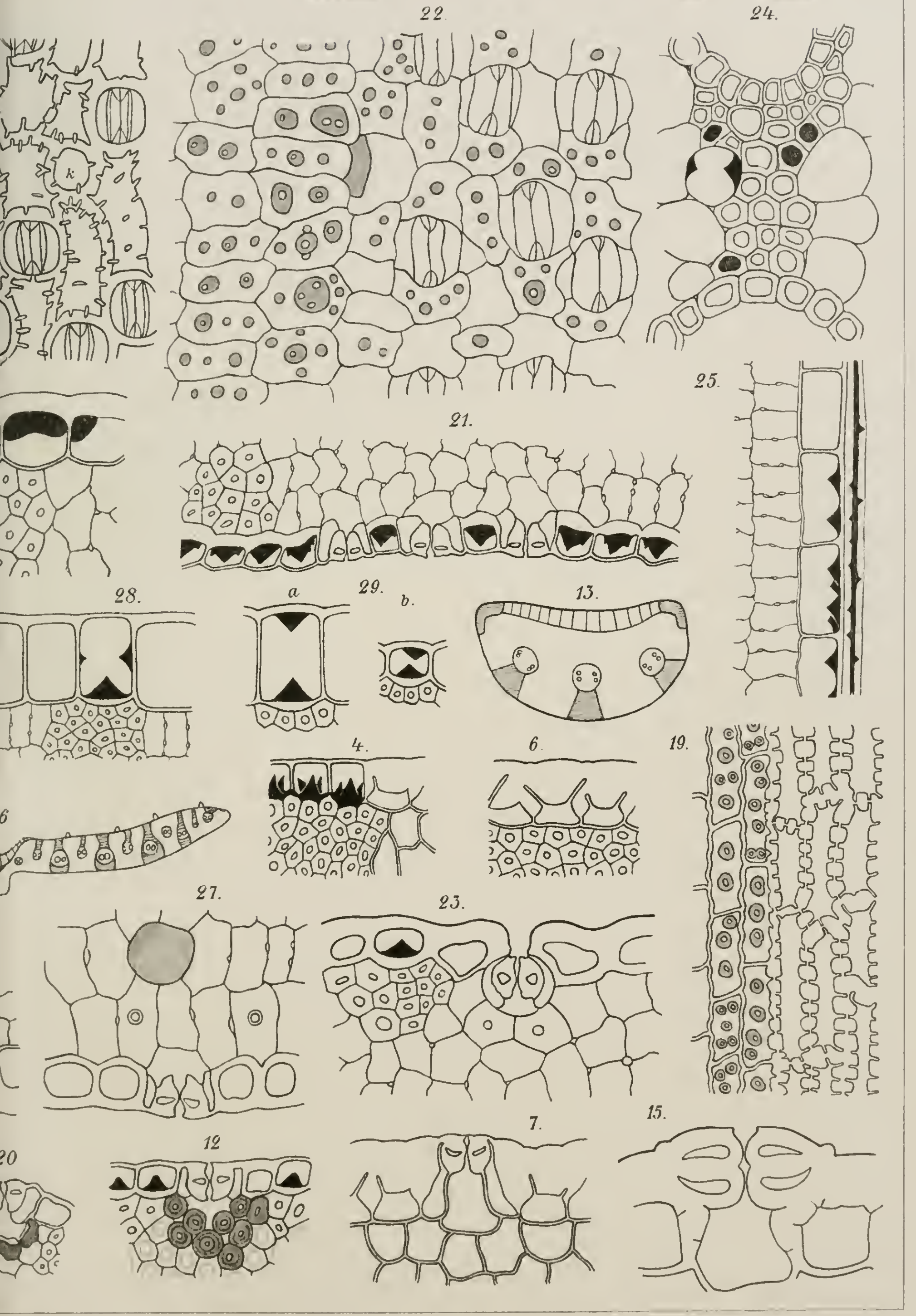
## Figuren-Erklärung.

Fig. 1. *Oreobolus obtusangulus.* Unterflächenschnitt.
Fig. 2. „ „ Oberflächenschnitt.
Fig. 3. „ „ Oberflächenschnitt in Phenollösung (Kieselrosetten).
Fig. 4. „ „ Kieselrosetten auf dem Querschnitt.
Fig. 5. „ *pumilio* Unterflächenschnitt.
Fig. 6. „ „ Epidermis im Querschnitt.
Fig. 7. „ „ Spaltöffnung im Querschnitt.

Fig. 8. *Cyclocampe arundinacea* Oberflächenschnitt (Gerbstoff in Epidermiszellen).
Fig. 9. „ „ Teil des Querschnittes (Oberseite).
Fig. 10. „ „ Schlauchförmige Epidermiszelle im Längsschnitt.
Fig. 11. „ *elongata* Teil der Sklerenchymscheide im Querschnitt.
Fig. 12. *Schoenus curvifolius.* Atemhöhle von stark verdickten, in der Richtung der Längsachse des Blattes gestreckten Zellen ausgekleidet.
Fig. 13. „ *fasciculatus.* Blattquerschnitt (schematisch).
Fig. 14. „ „ Epidermis der Blattscheide im Längsschnitt.
Fig. 15. „ *lanatus* Spaltöffnung im Querschnitt.
Fig. 16. *Mesomelaena tetragona.* Teil des Querschnittes.
Fig. 17. *Lepidosperma angustatum.* Blattquerschnitt.
Fig. 18. „ *Burmanni.* Kieselkegel über dem Assimilationsgewebe.
Fig. 19. *Tricostularia compressa.* Oberflächenschnitt in Phenollösung.
Fig. 20. „ „ Atemhöhle von ungleich verdickten Zellen ausgekleidet.
Fig. 21. *Decalepis Dregeana.* Kieselrosetten über dem Assimilationsgewebe.
Fig. 22. „ „ Unterflächenschnitt in Phenollösung.
Fig. 23. *Cladium germanicum.* Teil der Blattoberseite Querschnitt.
Fig. 24. „ „ Teil der Parenchymscheide im Querschnitt.
Fig. 25. „ „ Dasselbe im Längschnitt.
Fig. 26. *Rhynchospora recurvata.* Blattquerschnitt.
Fig. 27. „ *alba.* Teil des Blattquerschnittes der Unterseite.
Fig. 28. „ *macrostachya.* Kieselkegel von den Seitenwänden der Epidermiszellen entspringend.
Fig. 29 a u. b. „ *Schiedeana.* Kieselkegel von der Außenwandung der Epidermiszellen ins Innere hängend.
Fig. 30. „ *aurea.* Verkieselte Membranverdickungen.
Fig. 31. „ „ Obere Epidermis im Querschnitt.
Fig. 32. *Rhynchospora aurea.* Große Kieselkörper, wie sie vorzugsweise in den über den Gefäßbündeln liegenden Epidermiszellen vorkommen.
Fig. 33. „ „ Desgl. auf dem Flächenschnitt.
Fig. 34. „ *armerioides.* Kiesel-Membranverdickungen der Blattepidermis.
Fig. 35. „ „ Kieselkörper, wie sie häufig als „Ausgüsse" der Blasenzellen vorkommen.
Fig. 36. „ *macrostachya.* Große Epidermiszelle der Blattoberseite.
Fig. 37. „ *megalocarpa.* Blattquerschnitt.
Fig. 38. „ *aurea.* Kiesel-Membranverdickung.
Fig. 39. *Cyathochaete diandra.* Blattquerschnitt.
Fig. 40. „ „ Gerbstoffführende Zelle, von einem Kranz von Assimilationszellen umgeben.
Fig. 41. „ „ In der Richtung der Längsachse des Blattes gestreckte Mesophyllzelle mit 12 „Segmenten".
Fig. 42. *Cyclocampe elongata.* Kieselskelett der Blattunterfläche.



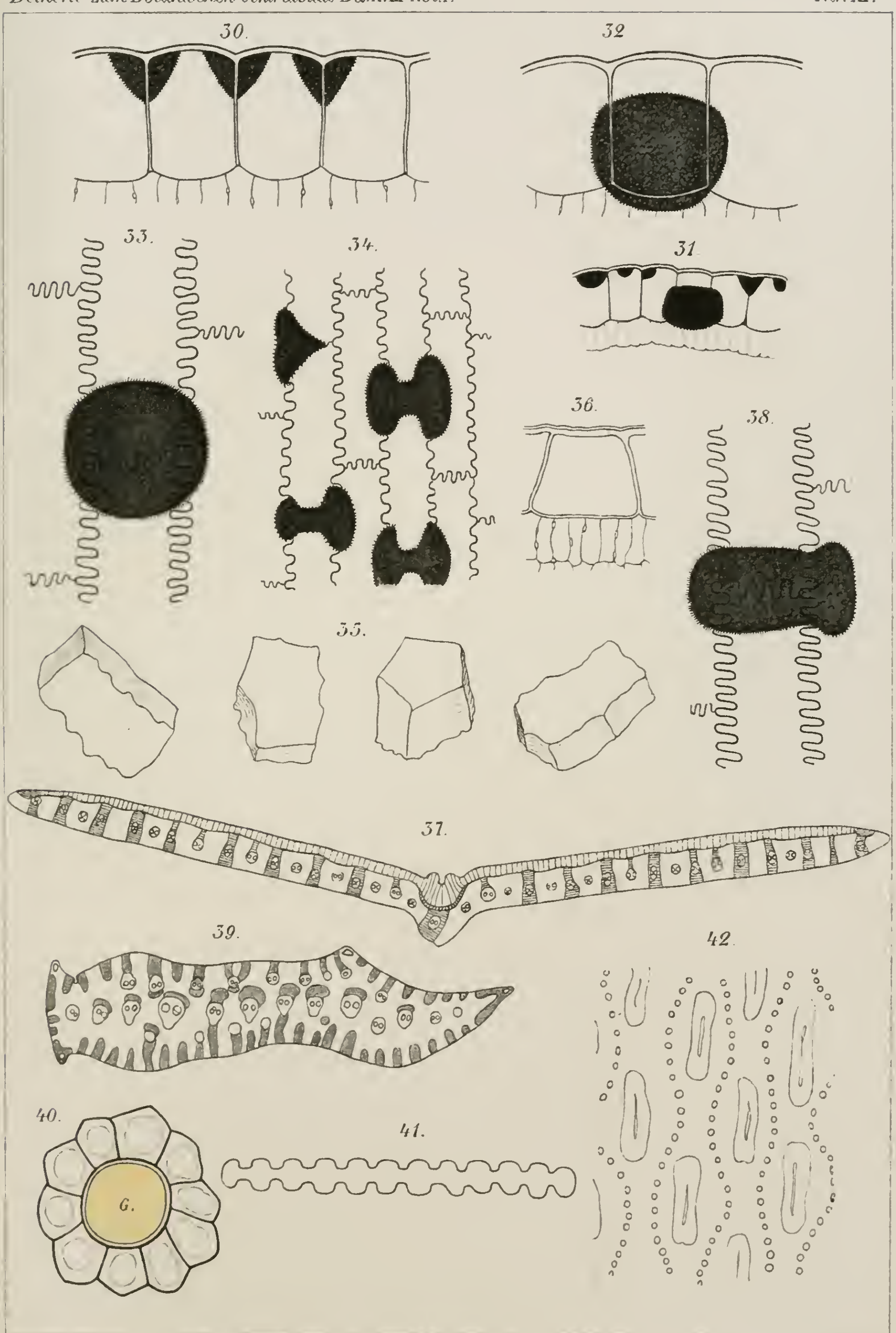

1.
2.
16
8.
G
9.
G
3.
14
17.
18.
10.
11.




ne in Leipzig.

Lith. Anst v J Arndt, Jena






Kaphahn gez. Verlag von Georg Thieme in Leipzig Lith Anst v. J Arndt, Jena.



# Beiträge über den Verlauf der Milchröhren in den Blättern.

Von

**Oscar Mayus**, Crefeld.

Mit 17 Abbildungen im Text.

Vorliegende Arbeit wurde noch zu Lebzeiten meines leider zu früh verstorbenen Lehrers, Herrn Prof. Dr. Schimper, Basel, angefertigt. Nach Beendigung meiner Studien nehme ich Veranlassung, wenigstens einen Teil derselben zum Andenken an meinen verstorbenen väterlichen Freund und Berater zu veröffentlichen.

Die Milchröhren durchziehen bei den meisten Gewächsen, bei welchen sie vorkommen, als ein zusammenhängendes System den ganzen Pflanzenkörper und sind nach de Bary[1]) (pag. 447) ihrer Stellung zu den übrigen Geweben nach die Begleiter, stellenweise die Vertreter der Siebröhren. De Bary (pag. 195) unterscheidet nach Gestaltung und Entwicklung zwei Kategorien der Milchsaftröhren, gegliederte und ungegliederte. Die ersteren entstehen aus Reihen langgestreckter Meristem- (resp. Cambium-) Zellen, welche durch Perforation ihrer Querwände zu kontinuierlichen Röhren verschmelzen (pag. 199). Die Röhren kommen einfach oder insofern verzweigt oder netzartig verbunden vor, als eine Reihe ihrer ursprünglichen Glieder sich von irgend einer Stelle aus in zwei divergierende fortsetzen kann und umgekehrt. Die ungegliederten Milchröhren entstehen nach Untersuchungen von Schullerus[2]) (pag. 52) aus den im Embryo der Pflanze angelegten Urmilchzellen, deren Größerwerden nicht durch Verschmelzung benachbarter Zellen, sondern durch Spitzenwachstum der Milchröhren geschieht.

In seiner Arbeit „Über die Milchsaftgefäße und ihre Beziehung zu den verwandten Organen der Rinde“ will Hanstein[3]) bei *Ficus carica* in einem Schnitte durch das Parenchym eines

---

[1]) De Bary. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

[2]) Schullerus. Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia Lathyris*. (Verhandl. des botanisch. Vereins d. Pr. Brandenburg. Berlin 1882.)

[3]) Hanstein. Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

Stengelknotens aus einer noch nicht erschlossenen Knospe junge, eben entstandene Milchsaftgefäße gefunden haben (pag. 19). Aus der hierzugehörenden Abbildung (Taf. II, Fig. 2) sieht man, daß Hanstein sich getäuscht hat. Beide hier vorhandenen Milchröhren haben nicht in dem jungen parenchymatischen Gewebe ihre Entstehung, sondern kommen, wie aus der Figur deutlich ersichtlich ist, aus einer tieferliegenden Schicht, welche sich Hansteins Beobachtung entzogen hat.

Bei *Ficus elastica* (pag. 41) und *Nerium oleander* will David[1]) außer den aus dem Blattstiel in die Blattspreite eintretenden Milchröhren noch solche gefunden haben, welche nur im Blatte verlaufen und diesem ihrer ganzen Länge nach angehören, sodaß dieselben also blatteigen seien. Daraufhin vorgenommene Untersuchungen meinerseits ließen jedoch nichts Derartiges erkennen, vielmehr halte ich diese von David für blatteigen erklärten Milchröhren für nichts anderes als für bei der Mazeration durch Kalilauge abgerissene Stücke des ganzen zusammenhängenden Milchröhrensystems.

In den Blättern folgen die Milchröhren den höheren Auszweigungsordnungen der Gefäßbündel, in der Mehrzahl der Fälle senden sie auch Zweige aus, welche die Gefäßbündelbahnen verlassen und sich nach allen Richtungen hin zwischen die Zellen des Parenchyms einschieben.

In der Schlußfolgerung seiner Arbeit „Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren" sagt Haberlandt[2]) (pag. 66, 2. Abschnitt): „Die Milchröhren verzweigen sich im Laubblatte besonders reichlich unmittelbar unter dem spezifischen Assimilationsgewebe, der Palissadenschicht, oder auch in derselben und empfangen so die Assimilationsprodukte aus erster Quelle". Bei *Ficus elastica* und *Euphorbia peplus* werde ich darauf hinweisen, daß die Milchröhren nicht nur frei endigen, sondern auch aus dem Palissadenparenchym sich zu anderen Gefäßbündeln erstrecken und diese begleiten. Nachstehende Untersuchungen beziehen sich auf den Verlauf der Milchröhren, besonders mit Rücksicht auf denjenigen der Siebröhren. Die Untersuchungen wurden teils an ganzen durch verschiedene Reagentien durchsichtig erhaltenen völlig ausgewachsenen Blättern angestellt, teils an Querschnitten durch Blätter aus folgenden Familien:

I. *Moraceen*: *Ficus elastica.*

II. *Papaveraceen*: *Papaver orientale*, *Chelidonium laciniatum.*

III. *Euphorbiaceen*: *Euphorbia Lathyris*, *Euphorbia peplus*. *Poinsettia pulcherrima.*

IV. *Apocynaceen*: *Nerium oleander.*

---

[1]) David. Über die Milchzellen der *Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen* und *Asclepiadaceen*. Dissertation. Breslau 1872.

[2]) Haberlandt. Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. (Sitzungsberichte der Mathem. Naturwissenschaftl. Klasse der Kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Bd. 87. 1. Abt. Wien 1883.)

V. *Asclepiadaceen*: *Asclepias syriaca*, *Cynanchum sibiricum.*
VI. *Campanulaceen: Campanula Trachelium*, *Canarina Campanula.*
VII. *Compositen: Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Hypochaeris radicata.*

## I. *Moraceen.*

### *Ficus elastica.*

Die Untersuchung bei dieser *Ficus*-Art führte ich an Quer- und Flächenschnitten des Blattes aus, da dessen große Dicke eine Untersuchung in ganzem Zustande trotz Anwendung von Kalilauge und Chloralhydratlösung nicht zuließ. Das Blatt wurde zuerst in Wasser, dann in Alkohol zur Entfernung des Chlorophylls und hierauf in einer 60 % wässerigen Chloralhydratlösung vorsichtig gekocht. Dieser Lösung wurde dann zur Färbung der Milchröhren etwas Jod zugesetzt, wodurch sie braun wurden.

Blattquerschnitte zeigen, daß im Hauptnerven die Milchröhren sich im mechanischen Gewebe befinden; dieses liegt zwischen der Epidermis der Blattoberseite einerseits und dem Gefäßteil anderseits. Schon hier beobachtete ich Abzweigungen der die Gefäßbündel begleitenden Milchröhren in das assimilierende Parenchym. In derselben Weise wie die Milchröhren des Hauptnerven, verlaufen diejenigen der Seitennerven erster Ordnung, welche ich durch einen zu demselben senkrecht ausgeführten Schnitt im Querschnitt erhielt. Durch Schnitte, parallel zu den Seitennerven erster Ordnung, erhielt ich die Seitennerven zweiter und dritter Ordnung sowohl in Quer- als auch in Längsschnitten. Die Milchsaftgefäße und die Siebröhren waren in den Seitennerven zweiter Ordnung noch vorhanden. In den Gefäßbündeln dritter Ordnung fanden sich die Siebröhren nicht mehr vor. Wie die Siebröhren in den Nerven höchster Ordnung nicht mehr vorhanden waren, so konnte ich auch dasselbe von den Milchröhren feststellen; dieselben hatten die Gefäßbündelbahnen von den Nerven zweiter Ordnung exklusive an verlassen und waren in das Grundgewebe des Blattes eingetreten. Nach de Bary (pag. 447) sind die Milchröhren die Begleiter, stellenweise selbst die Vertreter der Siebröhren. Diese Vertretung durch die Milchröhren kann aber, wie aus obigem hervorgeht, nur von den Seitennerven zweiter Ordnung an beginnen.

Der weitere Verlauf der Milchröhren, welcher in Flächenschnitten beobachtet wurde, war nach ihrem Austritte aus den Blattnerven ein verschiedener. Kurz nach demselben durchliefen sie meist zuerst streckenweise das Schwammparenchym, um dann in schräg aufwärtsstrebender Richtung das Palissadenparenchym zu durchziehen.

Zwischen der Epidermis der Blattoberseite einerseits und der Palissadenschicht anderseits bemerkte ich zahlreiche Netzanastomosen der Milchröhren; außerdem waren sowohl stumpfe als auch spitze blinde Endigungen derselben vorhanden. Die von

David[1]) (pag. 41) für blatteigen gehaltenen Milchsaftgefäße bei *Ficus elastica* habe ich in der Einleitung schon erwähnt und auch den wahrscheinlichen Grund seiner Täuschung angegeben.

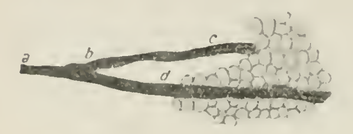



Fig. 1.
a) Milchröhre im Schwammparenchym, nahe dem Hypoderm der Unterseite.
b) Gabelung der Milchröhren.
c) Weiterverlauf im Schwammparenchym.
d) Aufstieg zur Blattoberseite durch das Palissadenparenchym.

Bei den mit Jod-Jodkali behandelten Blattquerschnitten war in den Zellen, welche die im Parenchym frei verlaufenden Milchröhren umgeben überall reichlich Stärke zu sehen.

Die Ergebnisse der Untersuchung über die Milchröhren im Blatte von *Ficus elastica* fasse ich folgendermaßen zusammen: 1. Sie haben ihren Verlauf nach Austritt aus den Nerven sowohl im Schwamm- und im Palissadenparenchym, als auch zwischen der Epidermis der Blattoberseite und dem Palissadenparenchym. 2. Sie sind nur Fortsetzungen der im Stamme befindlichen Milchröhren und bilden mit diesen ein ganzes zusammenhängendes System; blatteigene Milchröhren kommen nicht vor. 3. Es kommen sowohl einfach verlaufende Milchröhren als auch Netzanastomosen derselben vor.

## II. *Papaveraceen.*

### *Papaver orientale.*

Die Blätter dieser *Papaveracee* wurden mit 60% wässeriger Chloralhydratlösung behandelt. In dem Hauptnerven verlaufen die Milchröhren einander parallel. Hier konnte ich die Verschmelzung zweier Milchröhren zu einer einzigen feststellen (Fig. 2). Des öfteren hatte ich Gelegenheit, im Hauptnerven des Blattes ein plötzliches Aufhören der Milchröhren zu sehen; ein Austritt derselben aus dem Hauptnerven fand nicht statt. In kleinen und ganz kurzen Seitennerven erster Ordnung bemerkte ich mehrmals, daß in demselben keine Milchröhren vorhanden waren, was auch sehr oft bei Seitennerven höherer Ordnung vorkam (Fig. 2).

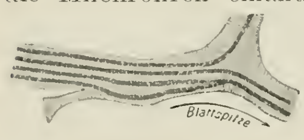



Fig. 2.

In den kleineren seitlichen Gefäßbündeln dagegen begleiten die Milchsaftgefäße dieselben meist, teils bis zur Endigung, teils bis kurz vor dieselbe, um dann spitz zu endigen. Die seitlichen Gefäßbündel zweiter Ordnung besitzen noch Siebröhren, während in denjenigen höherer Ordnung keine mehr vorhanden sind.

### *Chelidonium laciniatum.*

Im Blattstiel befinden sich die Milchröhren im Siebteil in nächster Nähe des anstoßenden mechanischen Gewebes. Die

---

[1]) David, Über die Milchzellen der *Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen* und *Asclepiadeen.* Dissertation. Breslau 1872.

Blätter wurden durch das Jod-Chloralhydratverfahren sehr gut durchsichtig erhalten. Bei den Seitennerven ist der Verlauf der Milchröhren bis zur Gefäßbündelendigung meist ein regelmäßiger, doch habe ich öfters Austritt aus den Nerven und innigen Anschluß an das Schwammparenchym gefunden (Fig. 3b).

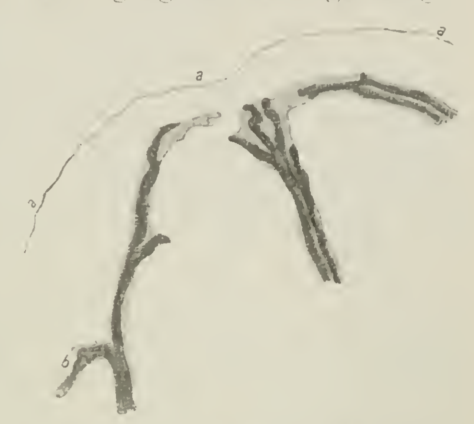


Fig. 3. Blattspitze von *Chel. lac.* a) Blattrand. b) Austritt der Milchröhren aus Seitennerven.

Ebenso wie bei *Papaver orientale* kam bei *Chelidonium laciniatum* öfters ein plötzliches Aufhören der Milchröhren in den Gefäßbündeln vor. Hanstein[1]) schreibt auf pag. 19, daß bei den *Papaveraceen* die letzten Spiralgefäßenden von den Milchröhren frei bleiben. Wie ich schon bei *Papaver orientale* und auch oben bei *Chelidonium laciniatum* erwähnte, ist dieses nach meinen Untersuchungen nicht immer zutreffend. In der Blattspitze begleiten die Milchröhren die Gefäßbündel bis zu ihrer Endigung (Fig. 3). Ich konnte eine sehr schöne Netzanastomose beobachten, welche von einem einzigen Seitennerv höchster Ordnung gebildet wurde. Von einem Seitennerv zweiter Ordnung zweigte sich ein solcher höchster Ordnung ab, welcher kurz nach dieser Abzweigung sich in zwei Arme teilte, die sich nach kurzem Verlauf wieder vereinigten, um nachher zu endigen. Die ganze Gefäßbündelbahn war hierbei nur von einer Milchsaftröhre begleitet, welche die Teilung sowohl als auch die Wiedervereinigung mitmachte und auch gleichzeitig mit diesem Nerv endigte (Fig. 4).

Fig. 4.

In einem Seitennerv zweiter Ordnung konnte ich die Teilung einer Milchröhre an der Spitze in zwei Äste feststellen, von denen der eine die bisherige Richtung beizubehalten, der andere dagegen in ein seitliches, nicht von Milchsaftgefäßen begleitetes Bündel höherer Ordnung einzutreten schien. Die Vertretung der Siebröhren durch die Milchsaftgefäße geschah in derselben Weise wie bei *Papaver orientale* von den Nerven zweiter Ordnung exklusive an.

Meine Untersuchungen über den Verlauf der Milchröhren in den Blättern der *Papaveraceen* liefern folgende Ergebnisse:

1. Sie kommen nur im Schwammparenchym vor, teils in Begleitung der Gefäße, teils frei verlaufend.

[1]) Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

2. Die Milchröhren vertreten die Siebröhren von den Seitennerven dritter Ordnung an.

## III. *Euphorbiaceen.*

### *Euphorbia Lathyris.*

Die Blätter wurden durch Chloralhydratlösung nach vorhergegangener Entziehung des Chlorophylls durchsichtig erhalten. Im Hauptnerven liegen die Milchröhren in dem die Gefäßbündel begleitenden parenchymatischen Gewebe. Nach ihrem Austritt aus demselben durchlaufen sie das Schwammparenchym, dabei sehr zahlreiche Netzanastomosen bildend, um wohl so durch die Vermittlung der Zellen desselben die Ableitung der assimilierenden Stoffe zu bewirken. An Querschnitten normaler Blätter konnte ich in den die frei verlaufenden Milchröhren umgebenden Zellen immer Stärke finden. Dieses habe ich an solchen Schnitten, welche von einer einen Monat lang unter vollständigem Lichtabschluß gehaltenen Pflanze herrührten, niemals bemerken können. Selbst die Milchröhren zeigten hier nur eine äußerst schwache Stärkereaktion auf Jod-Jodkali, während doch sonst sofort eine tiefblaue bis schwarze Färbung auftrat. Auch hier, bei *Euphorbia Lathyris*, konnte ich nur noch in den Seitennerven zweiter Ordnung Siebröhren feststellen.

Bei

### *Euphorbia peplus*

waren die Milchsaftgefäße in den durch 60 % Jod-Chloralhydratlösung durchsichtig erhaltenen Blättern sehr deutlich zu erkennen. Hier waren die weitlumigen Milchröhren sowohl im




Fig. 5.

a) Abzweigung der Milchröhre von den Gefäßen im Schwammparenchym.
b) Durchlaufen des Palissadenparenchyms.
c) Verlauf der Milchröhre zwischen Epidermis der Blattoberseite und Palissadenparenchym.
d) Wiedervereinigung mit Gefäßen.
e, f, g) Gefäße und Milchröhre im Schwammparenchym.
$a_1$) Gefäße im Schwammparenchym.

Schwamm- als auch im Palissadenparenchym sehr reichlich vertreten. Mehrere Male fand ich hierbei Milchröhren, welche die feineren Verzweigungen der Gefäße eine Zeit lang begleiteten und dann in das Schwammparenchym eintraten. Von hier aus durchliefen dieselben in schräg aufsteigender Richtung das Palissadenparenchym, um sich zwischen die Oberseite desselben und

die Epidermis zu begeben. Doch war hier dem Verlauf noch kein Ziel gesetzt. Vielmehr kehrte die Milchröhre nach einigem Verweilen zwischen diesen beiden Zellschichten schräg abwärtsstrebend durch das Palissadenparenchym in das Schwammparenchym zurück, wo sie dann nach dem Zusammentreffen mit irgend einem Gefäßbündel den oben beschriebenen gewöhnlichen Verlauf nahm. Somit gibt es Netzanastomosen, welche nicht nur einer Zellschicht angehören, sondern sich von der Epidermis der Blattunterseite bis zu derjenigen der Blattoberseite erstrecken (Fig. 5).

In den Seitennerven zweiter Ordnung waren die Siebröhren noch vorhanden, während solches bei den Nerven höherer Ordnung nicht mehr der Fall war.

*Poinsettia pulcherrima*

ist die letzte der von mir auf Milchröhren untersuchten *Euphorbiaceen* und besitzt von diesen allen das einfachste Verzweigungssystem. Die Blätter wurden mittels Jod-Chloralhydrat behandelt und sehr durchsichtig erhalten. Die sehr zahlreichen Gefäßbündel, welche hauptsächlich Netzanastomosen bilden, von denen sich wiederum die kleinsten Endigungen abzweigen, sind überall von den sehr englumigen Milchröhren begleitet. Diese laufen meist stumpf aus, doch habe ich auch einige spitze Endigungen beobachten können. Einen Austritt aus den Gefäßbündelbahnen und somit freien Verlauf im Parenchym konnte ich nirgendwo bemerken.

Aus vorstehenden Untersuchungen ergibt sich, daß bei den *Euphorbiaceen* folgende drei Fälle vorkommen:

1. Die Milchröhren begleiten die Gefäßbündel bis zu deren Endigung *(Euph. pulch.)*.

2. Sie treten aus diesen aus und nehmen freien Verlauf im Schwammparenchym *(Euph. Lath.)*

3. Es kommen Milchsaftgefäße vor, welche sich durch alle Zellschichten von der Epidermis der Blattunterseite bis zu derjenigen der Blattoberseite hinziehen *(Euph. peplus)*.

## IV. *Apocynaceen.*

*Nerium oleander*

konnte wegen der ziemlichen Dicke des Blattes durch Kalilauge gar nicht, durch 60%. Jod-Chloralhydratlösung nur sehr schwer nach längerer Behandlung durchsichtig erhalten werden. Im Blattstiel verlaufen die großen und starken Milchröhren parallel zu einander im Rindenparenchym, dabei zahlreiche H-förmige Verbindungen untereinander bildend. Durch den Seitennerven erster Ordnung parallel geführte Querschnitte erhielt ich diejenigen zweiter und

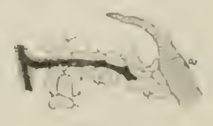


Fig. 6.

dritter Ordnung in Quer- und auch in Längsschnitten. Während ich nun in den Gefäßbündeln zweiter Ordnung noch Siebröhren beobachten konnte, war dieses bei den Bündeln dritter Ordnung nicht mehr der Fall: dort muß somit die Vertretung der

Siebröhren durch die Milchröhren beginnen. Meist begleiten dieselben die Gefäßbündel bis zur Endigung; von dort treten sie in das Schwammparenchym ein, wo sie mit stumpfen Endigungen blind verlaufen (Fig. 6). Auch bemerkte ich Gefäßendigungen, welche nicht von Milchröhren begleitet waren (Fig. 6a).

Viele Milchsaftgefäße begaben sich an die untere Seite des Palissadenparenchyms, wohl zwecks direkter Aufnahme der Assimilate: sie laufen dann einige Zeit lang dieser Zellschicht parallel, um schließlich blind zu endigen. Einen Eintritt in die Palissadenparenchymschicht habe ich nirgends bemerken können: Netzanastomosen waren auch nicht vorhanden. Bei den mit Jod-Jodkali behandelten Blattquerschnitten war in den Zellen, welche die im Parenchym frei verlaufenden Milchröhren umgeben, überall Stärke zu sehen. Blatteigene Milchsaftgefäße, wie David[1] (pag. 46) sie an der Basis des Blattes beobachtet haben will, konnte ich weder hier noch sonst in der Blattspreite bemerken.

Über den Verlauf der Milchröhren bei *Nerium oleander* kann ich folgendes als Resultat zusammenfassen:

1. Sie begleiten die Gefäße teils bis zur Endigung, teils treten sie schon früher aus und nehmen ihren Verlauf nur im Schwammparenchym.

2. Blatteigene Milchsaftgefäße sind nicht vorhanden.

## V. *Asclepiadaceen.*

### *Asclepias syriaca.*

Wie bei den Querschnitten des Blattes zu ersehen ist, liegen die Milchsaftgefäße ohne jede regelmäßige Verteilung in sehr großer Anzahl, wie ich vorher noch nie zu beobachten Gelegenheit hatte, im Rindenparenchym und zwar der Epidermis näher als der an der Innenseite des Rindenparenchyms gelegenen Stärkescheide. Bei dem mit 60% wässriger Jod-Chloralhydratlösung behandelten Blatte erscheinen sie im Schwammparenchym, dasselbe nach allen Richtungen hin durchstreifend, schlossen sich dem Verlauf der Gefäßbündel an und endigten mit denselben, ohne irgendwelche Abzweigungen auszusenden. Hierbei bilden die Milchröhren, den Gefäßbündelbahnen entsprechend, zahlreiche Gabelungen und Netzanastomosen. In den Nerven niedrigerer Ordnung, in welchen mehrere einander parallel laufende Milchsaftgefäße vorhanden sind, habe ich sehr viele H-förmige Verbindungen der Röhren untereinander feststellen können (Fig. 7).

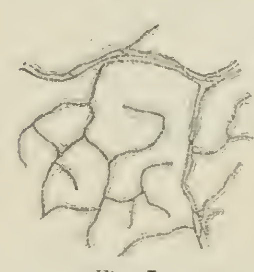


Fig. 7.

In den Seitennerven zweiter Ordnung waren die Siebröhren noch vorhanden, jedoch in denen höherer Ordnung habe ich letztere nirgends mehr gefunden.

[1]) David, Über die Milchzellen der *Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen* und *Asclepiadeen.* Dissertation. Breslau 1872.

Am Blattquerschnitt von

*Cynanchum sibiricum*

zeigt es sich, daß die Milchröhren im Siebteil liegen und zwar in nächster Nähe des ihn nach außen umgebenden mechanischen Gewebes. Im Blatte, welches durch Jod-Chloralhydratlösung durchsichtig erhalten wurde, kann man feststellen, daß die Milchröhren die Gefäßbündel begleiten. In den größeren derselben ließen sich zahlreiche H-förmige Verbindungen der Milchröhren beobachten. Gerade wie die Blattnerven zahlreiche Netzanastomosen bilden, so war dieses auch bei den Milchsaftgefäßen der Fall (Fig. 8).

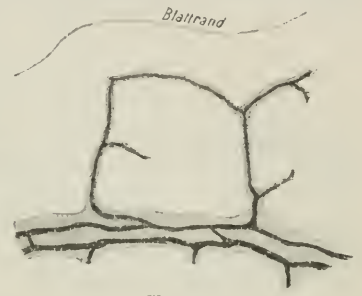
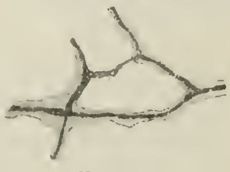


Fig. 8.

Die kleineren seitlichen Nervenendigungen sind regelmäßig von Milchröhren begleitet, deren Endigungen teils stumpf teils zugespitzt sind. Freie Endigungen im Schwammparenchym nach vorherigem Verlassen der Gefäßbündelbahnen konnte ich nirgends bemerken. Dagegen konnte ich in einem Falle bei zwei streckenweise parallel verlaufenden Gefäßbündeln eine Verbindung der beiden dazugehörigen Milchröhren beobachten, welche ganz frei das Schwammparenchym durchzog (Fig. 9). Als Entstehungsursache muß ich freien Austritt einer Milchröhre aus einem der beiden Gefäßbündel, Zusammentreffen mit dem anderen und nachheriges Verschmelzen der beiden Milchröhren an ihrer Berührungsstelle annehmen.


Fig. 9.

Diesen Verlauf muß ich jedoch für eine Ausnahme ansehen, da ich einen weiteren derartigen Fall trotz vielen Suchens nicht gefunden habe. Der Verlauf der Siebröhren war der gleiche wie bei *Asclepias syriaca*. Die Resultate meiner Untersuchungen über die *Asclepiadaceen* kann ich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Milchsaftgefäße begleiten stets die Gefäßbündel bis in die kleinsten Endigungen, deren Bahnen entsprechend sie oft Netzanastomosen bilden.

2. In den größeren Blattnerven zeigen die Milchröhren zahlreiche H-förmige Verbindungen untereinander.

3. Austritt aus den Gefäßbündelbahnen kommt in der Regel nicht vor. Ebenso sind keine blatteigenen Milchröhren vorhanden.

## VI. *Campanulaceen.*

### *Campanula Trachelium.*

Querschnitte des Blattstiels zeigen, daß die Milchröhren in einer einzigen Schicht in gleichen Abständen voneinander im Siebteil verlaufen. Im Blatte, welches durch Jod-Chloralhydrat-

lösung durchsichtig erhalten wurde, erscheinen die Milchsaftgefäße als die Begleiter der Gefäßbündel bis zu deren Endigung. Einen Austritt aus denselben und freien Verlauf im Schwammparenchym habe ich nicht gefunden, dagegen sehr häufig H-förmige Verbindungen. Die Siebröhren waren noch in den Seitennerven zweiter Ordnung vorhanden, während sie in denjenigen höherer Ordnung fehlten.

### *Canarina Campanula.*

In gleicher Weise wie bei *Campanula Trachelium* liegen hier die Milchröhren im Siebteil angeordnet. Die Blätter wurden durch Jod-Chloralhydratlösung sehr gut durchsichtig erhalten. Der Verlauf der Milchsaftgefäße in denselben war genau der gleiche wie bei *Campanula Trachelium.* In den Seitennerven zweiter Ordnung waren die Siebröhren noch vorhanden, während sie in denjenigen höherer Ordnung fehlten.

Bei den *Campanulaceen* sind die Milchröhren die Begleiter der Gefäßbündel bis in deren feinste Endigungen. Austritt aus denselben kommt nicht vor. Netzanastomosen wurden nicht beobachtet, hingegen H-förmige Verbindungen.

Die letzte der von mir auf Milchröhren untersuchten Familie war diejenige der

## VII. *Compositen.*

### *Sonchus arvensis.*

Um zu sehen, wie die Verteilung und wie groß die Anzahl der Milchröhren im Hauptnerven des Blattes von *Sonchus arvensis* ist, machte ich, unten beim Blattstiel anfangend, bis zur Blattspitze hinauf, etwa an sechs gleichweit voneinander entfernten Stellen Querschnitte. Die Milchröhren, welche an der Außenseite des Siebteils liegen, waren in allen Schnitten in gleichen Abständen voneinander verteilt. Ihre Anzahl, welche unten fünfzehn betrug, wurde, je näher die Schnitte der Blattspitze entnommen wurden, infolge von seitlichen Abzweigungen immer geringer, sodaß in den Gefäßbündelendigungen in der Blattspitze nur noch vier vorhanden waren. Im Flächenschnitt zeigten die Milchröhren zahlreiche H-förmige Verbindungen. In dem durch vorsichtiges Kochen mit 10%-iger wässriger Kalilauge durchsichtig erhaltenen Blatte zeigen sich die Milchröhren als die Begleiter der im Schwammparenchym verlaufenden Gefäßbündel bis zu deren Endigung. Einen Austritt und freien Verlauf im Parenchym, wie Hanstein[1]) (pag. 73) beobachtet haben will, konnte ich nirgends finden. Auch hier bei *Sonchus arvensis* waren die Siebröhren in den Seitennerven dritter Ordnung nicht mehr vorhanden.

[1]) Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

Die Blätter von

*Taraxacum officinale*

wurden auch durch 10%-ige wässrige Kalilauge durchsichtig erhalten. Die Milchsaftgefäße begleiten hier die Gefäßbündel bis in die feinsten Endigungen, treten dann aus diesen aus, um im Schwammparenchym frei zu verlaufen (Fig. 10).



Fig. 10.

Seitliche freie Austritte der Milchröhren aus den Gefäßbündelbahnen in das Schwammparenchym kommen auch ziemlich häufig vor. Diese so frei werdenden Milchsaftgefäße werden dann meist noch streckenweise von dem die Gefäßbündel umgebenden Leitparenchym begleitet (Fig. 11). Die Milchröhrenendigungen waren in allen beobachteten Fällen spitz und den Zellen des Schwammparenchyms auf das innigste angeschmiegt. Netzanastomosen fand ich keine vor. In allen an die im Parenchym frei verlaufenden Milchsaftgefäße anstoßenden Zellen war Stärke vorhanden. In den Seitennerven zweiter Ordnung waren die Siebröhren noch vorhanden, während dieses bei den Seitennerven höherer Ordnung nicht mehr der Fall war.

Bei



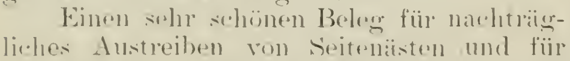
Fig. 11.

*Hypochaeris radicata*

liegen die Milchröhren in großer Anzahl am äußeren Rande des Siebteils. Die Blätter wurden durch Jod-Chloralhydratlösung durchsichtig erhalten. In denselben durchziehen die Milchröhren mit den Gefäßbündeln das Schwammparenchym, um nach deren Endigung in diesem, teils stumpf, teils spitz, frei zu endigen. In den Blattnerven niedrigerer Ordnung finden sich zahlreiche H-förmige Anastomosen (Fig. 12). Verschmelzung von zwei Milchröhren zu einer kommen auch häufig vor, nicht ohne vorher noch Netzanastomosen gebildet zu haben (Fig. 13).



Fig. 12.



Einen sehr schönen Beleg für nachträgliches Austreiben von Seitenästen und für das Spitzenwachstum der Milchröhren im Blatte habe ich auch bei *Hypochaeris rad.* gefunden. Bei einer gewissermaßen als

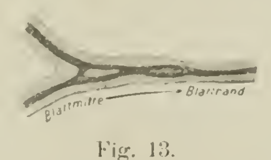



Fig. 13.

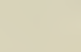




Fig. 14.

Verbindungsbrücke zweier größerer Gefäßbündel zweiter Ordnung dienenden Trachee (Fig. 14) sah ich, daß von beiden Seiten von

den diese begleitenden Milchröhren Seitenäste ausgetrieben waren, die nach kurzem Verlauf aufhörten. Bis zur Mitte dieser Trachee waren die Milchröhren noch nicht gelangt. Der eine dieser beiden seitlichen Milchröhrenäste zeigt kurz vor der Endigung seitliche höckerartige Ausstülpungen, welche ich für im Anfangsstadium der Entwicklung befindliche Abzweigungen halte. Zum erstenmale gelang es mir bei *Hypochaeris rad.* eine schlingenförmige Anastomose einer Milchröhre festzustellen (Fig 15). Gleichzeitig bildet dieser Fall ein sehr schönes Gegenstück zu dem oben in Figur 14 erwähnten.

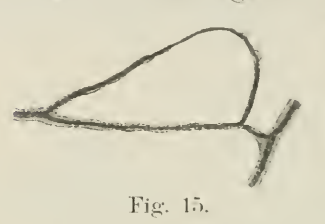


Fig. 15.

Sehr zahlreich waren die Netzanastomosen am Blattrand vertreten und zwar in einer so großen Anzahl, wie ich sie überhaupt bisher noch bei keiner anderen Pflanze vorgefunden habe. Einen ähnlichen Fall wie Figur 15 bildet Figur 16. Diese zeigt einen Seitennerven erster Ordnung, von welchem sich die Seiten-




Fig. 16.

a) Seitennerv erster Ordnung.
b) „ zweiter „
c) „ dritter „
d) „ anastomosierende Milchröhre.
e) „ freie Endigungen der anastomosierenden Milchröhre.

nerven nächst höherer Ordnung abzweigen. Eines dieser Gefäßbündel läßt nun seitwärts in das Blattgrundgewebe in die Nähe des Blattrandes ein Milchsaftgefäß frei austreten. Ein anderer dieser Seitennerven zweiter Ordnung zweigt nun einen solchen dritter Ordnung ab, welch letzterer an seiner in der Nähe des Blattrandes liegenden Endigung die ihn bisher begleitende Milchröhre frei austreten läßt. Dieses Milchsaftgefäß läuft dem Blattrande parallel und anastomosiert mit der aus dem Seitennerven zweiter Ordnung frei austretenden Milchröhre, jedoch nicht ohne vorher ihrerseits noch mehrere frei verlaufende Abzweigungen ins Blattgrundgewebe geschickt zu haben. In der Blattspitze lösen sich die Gefäß-

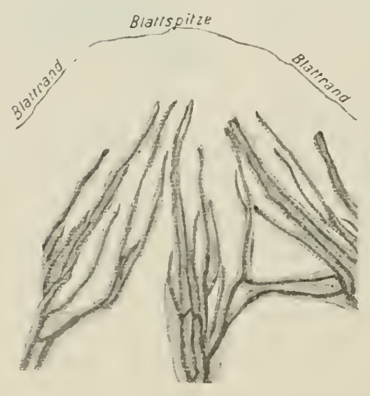



Fig. 17.

bündel in einzelne Tracheen auf; jede derselben ist von einem Milchröhrenast begleitet. Die Endigung beider findet nach kurzem Verlaufe gleichzeitig statt. Netzanastomosen sind hier auch vorhanden (Fig. 17).

Die die freien Milchröhren berührenden Zellen zeigten auch bei *Hypochaeris rad.* überall reichlich Stärke. In den Seitennerven zweiter Ordnung waren auch hier noch Siebröhren vorhanden, bei denen höherer Ordnung jedoch nicht mehr.

1. Die *Compositen* besitzen in ihren Blättern teils die Gefäßbündel begleitende, teils im Parenchym frei verlaufende Milchsaftgefäße.

2. Zahreiche H- und netzförmige Anastomosen kommen vor, schlingenförmige sind dagegen äußerst selten.

Zur Erlangung der hier erzielten Resultate dienten Alkoholmaterial und Pflanzen in frischem Zustande, soweit mir letztere zugänglich waren. Um die Blätter in ihrer ganzen Spreite durchsichtig zu erhalten, gebrauchte ich teils Chloralhydratlösung, teils Kalilauge. Letztere muß sehr vorsichtig angewendet werden, da es sonst sehr leicht vorkommt, daß bei dem Auflegen des Präparates auf den Objektträger schon durch sehr geringen Druck eine Verschiebung der einzelnen Elemente in der Blattspreite und dabei eine wesentliche Verzerrung des Bildes stattfindet. Bei allen von mir auf Milchröhren untersuchten Pflanzen habe ich noch in den Seitennerven zweiter Ordnung die Siebröhren feststellen können, während in den Nerven höherer Ordnung dieselben nirgends mehr vorhanden sind. Gleichzeitig habe ich mich davon überzeugt, daß dieses bei Pflanzen, welche keine Milchsaftgefäße besitzen, auch in derselben Weise der Fall ist. Eine Vertretung der Siebröhren durch die Milchröhren, welche de Bary[1] (pag. 447) für wahrscheinlich hält, kann ich infolgedessen als erwiesen bezeichnen. Diese beginnt jedoch erst bei den Seitennerven dritter Ordnung. Ein direkter Anschluß der beiden Elemente aneinander ist nicht wahrscheinlich und auch bisher noch nicht nachgewiesen.

Aus dieser Vertretung der Siebröhren durch die Milchröhren ergibt sich, daß diejenigen Pflanzen, welche Milchröhren haben, den anderen Pflanzen gegenüber im Vorteil sind. Derselbe besteht darin, daß die Milchröhren besitzenden Pflanzen die organischen Stoffe aus den assimilierenden Zellen durch Massenbewegung fortleiten können, während die Pflanzen, welche keine Milchröhren besitzen, die Assimilate durch Osmose, welche bekanntlich dem Stofftransport größere Schwierigkeiten bereitet, bis zu den Siebröhren befördern müssen.

[1] De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

In meinen Untersuchungen habe ich für *Euphorbia peplus* und *Ficus elastica* das Vorhandensein von Milchsaftgefäßen zwischen Epidermis der Blattoberseite und Palissadenparenchymschicht festgestellt. Einen triftigen Grund für das Vorhandensein der Milchröhren in dieser Lage habe ich nicht finden können.

Nach dem Orte ihrer Endigung teile ich die Milchröhren in drei verschiedene Klassen ein, deren erste die Pflanzen umfaßt, deren Milchsaftgefäße im Schwammparenchym mit den Gefäßbündeln endigen; hierher gehören: *Papaver orientale*, *Euphorbia pulcherrima*, *Asclepias syriaca*, *Cynanchum sibiricum*, *Campanula Trachelium*, *Canarina Campanula* und *Sonchus arvensis*.

Als zweite Klasse kann diejenige gelten, deren Pflanzen Milchröhren besitzen, welche nach Austritt aus den Gefäßbündeln teils im Schwammparenchym verlaufen, teils auch durch direkten Anschluß an die untere Seite der Palissadenparenchymzellen die Assimilationsprodukte aufnehmen; hierher gehören: *Chelidonium laciniatum*, *Euphorbia Lathyris*, *Nerium oleander*, *Taraxacum officinale* und *Hypochaeris radicata*.

Die dritte Klasse endlich, welche ich für die höchste Entwicklungsstufe der Milchröhren halte, umfaßt diejenigen Pflanzen, deren Milchsaft leitende Organe teils im Palissadenparenchym selbst, teils auch zwischen Palissadenparenchym und Epidermis verlaufen; hierher gehören: *Euphorbia peplus* und *Ficus elastica*.

## Zusammenfassung der Resultate der anatomischen Untersuchungen.

Als Gesamtresultat meiner Untersuchungen über die Milchsaftgefäße in den Blättern der *Moraceen*, *Papaveraceen*, *Euphorbiaceen*, *Apocynaceen*, *Asclepiadaceen*, *Campanulaceen* und *Compositen* stelle ich folgende Sätze auf:

1. Die in der Blattspreite verlaufenden Milchröhren bilden mit denjenigen der in den anderen Pflanzenteilen vorhandenen ein ganzes in sich abgeschlossenes System. Blatteigene Milchröhren kommen nicht vor.

2. Im allgemeinen begleiten die Milchröhren die Gefäße; hinsichtlich der Milchröhrenendigungen sind drei Klassen zu unterscheiden:
   a) Die Milchröhren endigen mit den Gefäßen.
   b) Sie treten aus den Gefäßbündelbahnen aus und verlaufen frei im Parenchym.
   c) Sie nehmen ihren Verlauf von der Epidermis der Blattunterseite bis zu derjenigen der Blattoberseite.

3. Es kommen außer H- und netzförmigen Anastomosen auch schlingenförmige vor.

4. Von den Nerven dritter Ordnung an sind die Milchröhren die Vertreter der Siebröhren.

5. In den die frei verlaufenden Milchröhren umgebenden Zellen ist immer Stärke vorhanden.

# Das Blühen der einheimischen Arten der Gattung Melandryum.

Von

**Aug. Schulz.**

Die Blüten der im Nachstehenden behandelten drei einheimischen *Melandryum*-Arten, *Melandryum rubrum* (Weigel), *M. album* (Miller) und *M. noctiflorum* (L.), stimmen in der Mehrzahl ihrer biologischen Eigenschaften überein. Von ihren gemeinsamen biologischen Eigenschaften sind folgende die wichtigsten:

1. Ihre Staubgefäße werden einige Zeit vor der Ausbreitung der Krone negativ geotropisch reizbar und behalten diese Eigenschaft bis zum Aufhören ihres Wachstums. Die Staubgefäße krümmen sich infolgedessen aufwärts und legen sich fast ihrer ganzen Länge nach fest an die obere Wand der — aus den Kronblattnägeln und den Krönchen gebildeten — Kronröhre an, deren oberen Rand sie meist mindestens so lange, als — unter normalen Verhältnissen — Pollen in größerer Menge an ihren Antheren haftet, nicht überragen.

2. Ihre Staubgefäße tordieren vor dem Aufspringen ihrer Pollensäcke meist, und zwar in der Regel soweit, bis die ursprüngliche Innenseite ihrer ursprünglich introrsen Antheren abwärts, d. h. nach der unteren Wand der Kronröhre hin, gerichtet ist.

3. Ihr Pollen ist wenig kohärent und fällt deshalb sehr bald von den Antheren ab.

4. Die Nägel ihrer Kronblätter decken sich in der Weise, daß sie eine im oberen Teile seitlich vollständig geschlossene Röhre bilden. Bei *Melandryum noctiflorum* und den männlichen Blüten der beiden anderen Arten bilden auch die Krönchen der Kronblätter, zusammen mit den Nagelfortsätzen der gedeckten Seiten der Kronblätter, eine seitlich ganz oder fast ganz geschlossene — die aus den Nägeln gebildete Röhre fortsetzende — Röhre. Die Kronblätter werden durch die anliegenden Kelch-

zähne und, vorzüglich bei den männlichen Blüten von *Melandryum album*, durch Verzahnung so fest in ihrer Lage erhalten, daß sie weder durch eine Erschütterung, falls diese nicht sehr stark ist, noch durch die vorzüglich bei *Melandryum album* recht kräftig gegen sie andrängenden Staubgefäße verschoben werden können. Die Staubgefäße können sich infolgedessen nicht zwischen den Kronblättern hindurch aus der Kronröhre hinausbewegen. Da die Längsachse der Blüte sich in horizontaler oder schräg aufwärts gerichteter Lage zu befinden pflegt, so kann — außer bei stärkerer Erschütterung der Blüte — auch kein oder nur wenig Pollen aus der Kronröhre nach außen hinausfallen.

Die drei einheimischen *Melandryum*-Arten weichen aber auch in manchen wichtigen biologischen Eigenschaften voneinander ab. So sind *Melandryum rubrum* und *M. album* — normal — diöcisch, während die Mehrzahl der Blüten von *Melandryum noctiflorum* zweigeschlechtig ist. Infolge ihrer Diöcie sind *Melandryum rubrum* und *M. album* natürlich auf Bestäubung durch fremde Kräfte angewiesen; in den zweigeschlechtigen Blüten von *Melandryum noctiflorum* dagegen findet regelmäßig spontane Selbstbestäubung statt.

## 1. *Melandryum rubrum.*

Diese Art wurde von mir während der Monate Juni und Juli in den Auenwäldern bei Halle a. S., in denen sie stellenweise in bedeutender Individuenanzahl auftritt, untersucht. Bei heiterer, warmer Witterung beginnt die Krone[1]) der männlichen Blüte schon am Tage vor ihrer Ausbreitung[2]) sich aus dem Kelche hervorzustrecken. Sie ist zu dieser Zeit noch zusammengerollt[3]) und weiß oder — doch meist nur an der Spitze — grünlichweiß oder gelbgrünlichweiß gefärbt. Die Kronblätter wachsen nach dem Beginne ihres Hervortretens aus dem Kelche anfänglich nur langsam; erst am Tage der Kronöffnung macht ihr Wachstum schnellere Fortschritte. An diesem Tage ragt die Krone, die sich unterdessen rot gefärbt hat, um 12 Uhr mittags meist 4—5 mm, seltener weiter aus dem Kelche hervor. Im Laufe der nächsten Stunden tritt sie ganz aus dem Kelche hervor[4]); sie besitzt unmittelbar nach ihrem Austritte aus diesem meist eine Länge von 7—8 mm. Darauf rollt sich die Krone, die sich schon längere oder kürzere Zeit vorher aufzurollen begonnen hatte, völlig auf, und ihre Platten[5]) gleiten

[1]) Als Krone bezeichne ich in dieser Abhandlung die Gesamtheit der Kronblattplatten einer Blüte.

[2]) Meist wohl schon vor 12—1 Uhr mittags.

[3]) Die Kronblätter besitzen gedrehte Knospendeckung.

[4]) In einzelnen Blüten jedoch ragt die Krone schon um 12 Uhr ganz aus dem Kelche hervor.

[5]) Die meist ungefähr keilförmige Kronblattplatte besitzt einen ungefähr bis zur Mitte hinabreichenden, meist schmalen, medianen Einschnitt. Ihre beiden, ungefähr linealischen oder keilförmigen oder spatelförmigen Zipfel

voneinander ab; diese bleiben aber zunächst, in der Mitte längsgefaltet, dicht nebeneinander stehen. Erst nach 8 Uhr abends entfernen sich die einzelnen Platten der Krone voneinander[1]; sie bewegen sich schneller oder langsamer soweit nach außen, bis sie, und zwar alle fünf gleichmäßig, senkrecht oder ungefähr senkrecht zur Längsachse der Blüte stehen. Sie sind jetzt entweder flach oder, und zwar vorzüglich oder ausschließlich im oberen Teile, schwach muldig — mit nach der Insertionsstelle der Blüte hin gerichteter Konvexität — gekrümmt. Vielfach lassen sie anfänglich noch deutlich die gerollte Knospenlage erkennen. Sie decken sich mehr oder weniger weit mit ihren Rändern. Die fünf Platten der Blüte besitzen gleiche Größe und sind gleichmäßig um die Längsachse der Blüte verteilt[2]. Die fünf Kronblattnägel der Blüte besitzen ebenfalls gleiche Größe und sind gleichmäßig gegen die Längsachse der Blüte geneigt. Die Längsachse der Blüte ist zur Zeit der Ausbreitung der Krone meist etwas schräg aufwärts gerichtet. In der Mehrzahl der Blüten befindet sich zu dieser Zeit[3] oben in der Vertikalebene[4] ein Kelchblatt; doch ist die Anzahl derjenigen Blüten, in denen oben ein Kronblatt steht, auch recht bedeutend[5].

Um 9 Uhr haben sich noch nicht in allen denjenigen Blüten, die an dem betreffenden Tage zu blühen beginnen, die Kronblattplatten ausgebreitet; bis 11 Uhr abends scheint jedoch die Ausbreitung der Krone fast aller dieser Blüten stattzufinden[6].

Im Laufe des Vormittags desjenigen Tages, an dessen Abend sich die Krone ausbreitet, oder bereits am vorausgehenden Tage beginnen die episepalen Staubgefäße schneller als bisher zu wachsen. Sie sind zu dieser Zeit gewöhnlich im unteren Teile schwach, oft kaum merklich, nach außen konvex, im mittleren Teile mehr oder weniger stark nach innen konvex und vielfach im oberen Teile, oft nur ungefähr soweit wie die Anthere am Filamente anliegt, wieder schwach nach außen konvex gekrümmt[7] und stehen ungefähr parallel zur Längsachse der Blüte. Meist schon bald nach dem Beginne ihres beschleunigten Wachstums, in dessen Verlaufe die Längenunterschiede ihrer Filamente, die

besitzen einen konvexen oder geraden oder mehr oder weniger tief ausgebuchteten oberen Rand. Die Kronblattplatten sind hellpurpurrot gefärbt.

[1]) Nach Kerner (Pflanzenleben, 2. Aufl. Bd. 2. (1898). S. 192) öffnen sich die Knospen von *Melandryum rubrum* (wo?) kurz nach 6 Uhr abends.

[2]) Beides ändert sich während des Blühens nicht.

[3]) Die Blüte gibt spontan ihre Stellung nicht wieder auf.

[4]) D. h. in der durch die Längsachse der Blüte und die Lotlinie gelegten Ebene.

[5]) Nicht selten halbiert die Vertikalebene das obenstehende Kelch- oder Kronblatt nicht, sondern schneidet es rechts oder links von seiner Mittellinie.

[6]) Nach 8 Uhr abends konnte ich die Blüten nur noch selten untersuchen.

[7]) Die Krümmung stellt sich häufig erst kurz vor dem Beginne des beschleunigten Wachstums ein, während die Staubgefäße bis dahin gerade sind.

am vorausgehenden Tage erst sehr wenig hervortraten[1]), recht bedeutend werden — die Länge nimmt in absteigender Folge ab, und zwar bei den Staubgefäßpaaren meist entweder auf beiden Seiten der Vertikalebene der Blüte gleichmäßig oder auf der einen Seite derselben mehr als auf der anderen[2]) —, werden sie nacheinander in absteigender Folge negativ geotropisch reizbar. Infolge hiervon krümmen sich die Staubgefäße, welche sich kurz vor dem Beginne ihrer geotropischen Reizbarkeit meist noch etwas stärker in der bisherigen Weise gekrümmt haben — die Stärke der Krümmung pflegt in aufsteigender Folge abzunehmen[3]) —, und zwar zunächst im unteren Teile, nach unten konvex. Hierdurch bewegen sie sich aufwärts. Während ihrer Aufwärtsbewegung schwindet ihre bisherige Krümmung. Ihr oberer Teil wird anfänglich gerade[4]); schneller oder langsamer erweitert sich aber ihre gekrümmte Partie, bis zuletzt — nach Abtragung des Perianthes — entweder das ganze Staubgefäß bogig gekrümmt oder doch nur sein Ende gerade ist, und seine Spitze schräg aufwärts und rückwärts gerichtet ist. Da die aus den fünf keilförmigen, rinnig gebogenen, im gegen den oberen, der Längsachse der Blüte ungefähr parallelen Teil winklig abgesetzten untersten Teile nach außen geneigten, sich im oberen, längeren Teile gedreht deckenden, unten fünf je 3—4 mm lange, ungefähr schmal-dreieckige Lücken zwischen sich lassenden Nägeln sowie den zehn sich meist mehr oder weniger weit deckenden, anfänglich wenig, später etwas mehr[5]) nach außen geneigten und nach innen konvexen, je 2½—3 mm langen Krönchenzipfeln[6]) und den fünf Nagelfortsätzen der gedeckten Seiten der Kronblätter gebildete Kronröhre eng ist, so stößt der obere Teil des sich aufrichtenden Staubgefäßes sehr bald an ihre obere Wand an. Da das Staubgefäß, obwohl es

[1]) Hin und wieder sind die Staubgefäße an dem dem Beginne ihres beschleunigten Wachstums vorausgehenden Tage noch ganz gleich oder fast ganz gleich lang; hin und wieder tritt jedoch die Ungleichheit der Staubgefäßlänge schon recht frühzeitig in der Knospe deutlich hervor.

[2]) Wenn die Vertikalebene das obenstehende Kelch- oder Kronblatt rechts oder links von seiner Mitte scheidet, so ist meist die eine Seite sowohl des episepalen als auch des epipetalen Kreises, und zwar diejenige, auf welcher das betreffende Blatt geschnitten wird, gefördert. Hin und wieder ist jedoch — in beiden Staubgefäßkreisen — bei dem einen Staubgefäßpaare die eine Seite, bei dem anderen die andere Seite gefördert.

[3]) Die Staubgefäße krümmen sich nicht in allen Blüten gleich stark.

[4]) Nach Abtragung des Perianthes stellen sich die oberen Teile in der Regel ganz oder annähernd senkrecht zur Längsachse der Blüte.

[5]) Zuletzt besitzt die Krönchenröhre an ihrer Mündung meist einen Durchmesser von 4—5½ mm.

[6]) Jedes der an der Übergangsstelle der Platte in den Nagel inserierten Krönchen ist bis zur Kronblattplatte in zwei ungefähr keilförmige Zipfel zerspalten. Der obere, meist nach dem Seitenrande der Platte hin mehr oder weniger schräg abfallende Rand der Zipfel ist unregelmäßig gezähnt und oft, wie vielfach auch das ganze Krönchen, unregelmäßig gewellt. Das Krönchen ist in der Regel weiß, seltener hellrosa gefärbt, und hebt sich hierdurch recht scharf von der Platte ab.

recht kräftig[1]) gegen die Kronröhrenwand andrängt, nicht imstande ist, die Kronblätter auseinander zu drängen[2]) und sich zwischen ihnen hindurch zu bewegen, so muß es sich an die

[1]) Aber nicht so kräftig wie das Staubgefäß von *Melandryum album*; vergl. betreffs dieses S. 304, Anm. 2.

[2]) Der keilförmige Nagel besteht aus einer derberen, keilförmigen Mittelpartie und zwei dünneren, durchscheinenden Seitenpartien. Jede der letzteren ist von der Mittelpartie auf der Außenseite durch einen Nerv getrennt. Beide Seitennerven des Nagels gehen auf die Platte über, auf welcher sie sich sofort verflachen. Sie trennen von der Platte zwei schmale und kurze Randpartien, die oben sehr häufig mit je einem — an der Seite der Platte stehenden — kurzen Zahne oder abgerundeten Vorsprunge endigen, ab. Die größere, äußere Partie jedes der beiden Nagelflügel geht oben nicht wie die schmälere, innere Partie desselben in die Platte über, sondern läuft in einen am Rande unregelmäßig gezackten Fortsatz aus, welcher von der Platte durch einen schmalen Einschnitt getrennt ist. Außer den Seitennerven trägt der Nagel an der Außenseite auch einen Mittelnerv, welcher viel kräftiger als jene ist. Auch dieser Mittelnerv geht auf die Platte über, auf welcher er sich sehr schnell verflacht und verzweigt. Da die Platte an den Nagel ungefähr unter einem rechten Winkel angesetzt ist, so entsteht auf der Außenseite an der Ansatzstelle zwischen dem Mittelnerven und jedem der Seitennerven eine Nische. Diese wird dadurch noch vergrößert, daß die Platte unmittelbar an ihrer Ansatzstelle an den Nagel zwischen dem Mittelnerven und jedem der Seitennerven einen nach oben konvexen Eindruck besitzt. In die durch den Eindruck vergrößerte Nische der gedeckten Seite jedes Kronblattes ist die entsprechend gebogene untere Partie des Nagelfortsatzes der deckenden Seite des Nachbarkronblattes ziemlich fest eingedrückt. Die äußere Randpartie dieses Nagelfortsatzes liegt auf dem Mittelnerven; sie reicht bis zu dessen Mitte oder sogar über diese hinaus und ist entsprechend nach außen konvex gebogen. Die obere Partie des Fortsatzes liegt an der Platte oberhalb ihres Eindruckes; die sich an den Fortsatz anschließende Partie des Nagels ist mehr oder weniger fest zwischen den Mittelnerv und den Seitennerv unterhalb der Nische eingepreßt. Der Nagelfortsatz der gedeckten Seite jedes Kronblattes liegt an der Innenseite des ihn an Länge übertreffenden Krönchens des deckenden Nachbarkronblattes; der an diesen Nagelfortsatz angrenzende Zipfel des zugehörenden Krönchens tritt ebenfalls mehr oder weniger weit vor die Innenseite des Krönchens des deckenden Nachbarkronblattes.

Die auf die soeben geschilderte Weise zustande kommende Verbindung der einzelnen Kronblätter der Blüte ist nicht sehr fest. Schon wenn der Kelch, ohne daß die Kronblätter berührt werden, der Länge nach gespalten wird, lösen sich vielfach die Kronblätter, deren Nägel infolge der recht bedeutenden Spannung an der Biegungsstelle in ihrem untersten Teile ziemlich kräftig nach außen drängen, voneinander los. Es liegen aber die meist 2—3 mm langen, ganz oder — meist — nur im unteren Teile quergewölbten Zähne des ungefähr länglich-tonnenförmigen, an der Basis meist gestutzten, 10—16 — meist 12—14 — mm langen, an seiner weitesten Stelle 4—6 mm weiten, schwachnervigen Kelches ihrer ganzen oder fast ihrer ganzen Länge nach an den sie etwas — meist 1—2 mm — überragenden Nägeln, oder seltener, wenn die Nägel sehr kurz sind, an der Außenseite der Platten, und drängen die Kronblätter so fest zusammen, daß diese weder spontan ihre Lage zu verändern vermögen, noch durch die andrängenden Staubgefäße oder durch Erschütterung der Blüte, falls diese nicht sehr bedeutend ist, verschoben werden können. Infolgedessen können sich die Staubgefäße nicht aus der Kronröhre hinausbewegen, bleiben die fünf Zugänge zu dem auf der Außenseite der Kupula und ihres Trägers befindlichen Honig zwischen den unteren Partien der Nägel erhalten, und kann, da die Längsachse der Blüte meist horizontal steht oder schräg aufwärts gerichtet ist, wenn die Blüte nicht stark erschüttert wird, Pollen aus der von den Nägeln gebildeten Röhre niemals und aus der von den Krönchen gebildeten

obere Wand der Kronröhre anlegen[1]. Je stärker sich das Staubgefäß krümmt, desto weiter legt es sich oben an. Zuletzt liegen alle episepalen Staubgefäße mit Ausnahme ihrer untersten, infolge ihres Andrängens gegen die obere Wand der Kronröhre nach hinten und oben konvex gebogenen Partien an der oberen Wand der Kronröhre an. Da die Länge der Staubgefäße in aufsteigender Folge recht bedeutend zunimmt, so decken sich die Antheren der auf derselben Seite der Vertikalebene der Blüte stehenden Staubgefäße nicht, sondern liegen hintereinander[2].

Einige Zeit nachdem die episepalen Staubgefäße geotropisch reizbar geworden sind, beginnen meist die rechts und links der Vertikalebene der Blüte stehenden von ihnen zu tordieren, und zwar die links der Vertikalebene stehenden nach rechts, die rechts derselben stehenden nach links. Die Torsion dieser Staubgefäße schreitet meist — und zwar gewöhnlich recht schnell — soweit fort, bis ihre ursprünglich introrsen Antheren die ursprüngliche Innenseite abwärts wenden. Die in der Vertikalebene stehenden Staubgefäße verhalten sich anders. Ein oben in ihr stehendes Staubgefäß tordiert nie, die Innenseite seiner Anthere ist ja auch von vornherein abwärts gerichtet; ein unten in der Vertikalebene stehendes Staubgefäß, welches sich, damit die Innenseite seiner Anthere nach unten sieht, um 180° drehen muß, tordiert vielfach ebenfalls nicht[3][4].

Meist erst, nachdem die episepalen Staubgefäße sich an die obere Kronröhrenwand angelegt und in der angegebenen Weise

Röhre in den meisten Fällen höchstens am Schlusse des Blühens, wenn die Krönchenzipfel weiter als vorher auseinander gehen, und auch dann nur in geringer Menge, nach außen, d. h. aus der Blüte hinaus, fallen.

[1]) Daß bei *Melandryum rubrum* die Staubgefäße gegen die obere Wand der Kronröhre andrängen und sich aufrichten, wenn das Perianth abgetragen wird, hat schon Lindman (Bidrag till kännedomen om Skandinaviska Fjellväxternas blomning och befruktning. Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akademiens Handlingar. Bd. 12. 3. Abt. Nr. 6. 1887. S. 54) beobachtet.

[2]) Auch die von *Ustilago violacea* (Pers.) befallenen Staubgefäße, welche vielfach ungefähr dieselbe Länge wie die gesunden Staubgefäße besitzen, aber sehr häufig nicht regelmäßig in absteigender Folge an Länge abnehmen, sind nicht selten geotropisch reizbar.

[3]) Auch die übrigen Staubgefäße führen in manchen Blüten keine oder doch keine vollständige Torsion aus.

[4]) Die Staubgefäße der weitaus meisten der von mir untersuchten *Caryophyllaceen*-Arten führen Torsionen aus. Bei den von mir untersuchten *Alsinaceen*-Arten mit Staubgefäßtorsion ist normal sowohl die Größe der Torsion als auch deren Richtung bei allen Staubgefäßen desselben Staubgefäßkreises gleich und von der Einwirkung der Schwerkraft unabhängig. Das gleiche ist bei einer Anzahl der von mir untersuchten *Silenaceen*-Arten, und zwar nicht nur bei solchen, deren Staubgefäße nicht geotropisch reizbar sind, sondern auch bei einigen von denjenigen, deren Staubgefäße geotropisch reizbar sind, z. B. bei *Saponaria officinalis*, der Fall. Bei den übrigen der von mir untersuchten *Silenaceen*-Arten mit tordierenden Staubgefäßen ist die Richtung — die Torsion findet immer auf dem kürzesten Wege statt — und die Größe der Torsion der einzelnen Staubgefäße von deren Stellung zu der Vertikalebene der Blüte, also von der Einwirkung der Schwerkraft, abhängig.

tordiert haben[1], öffnen sich die Pollensäcke ihrer Antheren. Und zwar öffnen sich die einzelnen episepalen Antheren einer Blüte in der Regel in derjenigen Reihenfolge, in welcher sie sich an die Röhrenwand angelegt haben. In manchen Blüten öffnen sich die Pollensäcke der Antheren der längsten Staubgefäße bereits am Vormittage zwischen 11 und 12 Uhr. Das Aufspringen der Pollensäcke setzt sich am Nachmittage fort. Um 8 Uhr abends haben sich in den meisten derjenigen Blüten, welche an dem betreffenden Tage zu blühen beginnen, deren Kronblätter sich zu dieser Zeit, wie dargelegt wurde, noch nicht ausgebreitet haben, die Pollensäcke sämtlicher episepaler Antheren geöffnet[2].

Die epipetalen Staubgefäße beginnen in der Regel bald nach den episepalen Staubgefäßen schneller als bisher zu wachsen. Sie sind im Beginne ihres beschleunigten Wachstums kürzer als es die episepalen Staubgefäße während des gleichen Abschnittes ihrer Entwickelung waren und in ähnlicher Weise wie jene während dieses Entwickelungsabschnittes, aber meist in der Mitte stärker als jene, gekrümmt[3]. Während ihres beschleunigten Wachstums, in dessen Verlaufe die Längenunterschiede ihrer Filamente, die bis dahin nur sehr gering waren[4], recht bedeutend werden — die Länge nimmt in derselben Weise wie bei den episepalen Staubgefäßen in aufsteigender Folge zu —, krümmen sie sich in der Regel zunächst noch etwas stärker in der bisherigen Weise: die Stärke der Krümmung pflegt — wie vielfach auch bis dahin — in absteigender Folge zuzunehmen. Dann werden sie in derselben Reihenfolge wie die episepalen Staubgefäße negativ geotropisch reizbar. Infolge hiervon krümmen sie sich, und zwar in derselben Weise wie die episepalen Staubgefäße, aufwärts. Einige Zeit nach dem Beginne ihrer geotropischen Reizbarkeit tordieren sie: ihre Torsion gleicht vollständig der der episepalen Staubgefäße. Wie diese legen sie sich im Verlaufe ihrer Aufwärtsbewegung an die obere Wand der Kron-

[1]) Die Torsion des Staubgefäßes schreitet sowohl bei den *Melandryum*-Arten als auch bei den übrigen von mir untersuchten *Caryophyllaceen*-Arten mit Staubgefäßtorsion nicht oder nur unbedeutend weiter fort, sobald — vor dem normalen Ende der Torsion — die Anthere abgetragen wird oder deren Pollensäcke aufspringen. Entweder es entsteht durch die Abtragung der Anthere bezw. durch das Aufspringen der Pollensäcke und das damit in Verbindung stehende Kollabieren der Gewebe der Anthere und des Schaltstückes ein Wundreiz, der hemmend auf die Torsionsbewegung des Filamentes wirkt, oder es wird dadurch ein Reiz, der von der intakten ungeöffneten Anthere ausgeht, die Torsion des Filamentes veranlaßt und — spontan — anfhört, sobald die Innenseite der Anthere gerade abwärts — z. B. bei den *Melandryum*-Arten — oder gerade aufwärts — z. B. bei *Silene vulgaris* — gerichtet ist, aufgehoben. Vergl. hierzu z. B. Vöchting, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte (1882) S. 107—108 u. 127, sowie Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2. (1904) S. 613—614.

[2]) In manchen derjenigen Blüten, deren Krone sich am Abend ausbreitet, springen bis 10 Uhr abends jedoch nur die Pollensäcke von drei bis vier episepalen Antheren auf.

[3]) Vergl. S. 289, Anm. 7.

[4]) Vergl. S. 290, Anm. 1.

röhre an, und zwar legt sich meist die Anthere des längsten von ihnen unmittelbar hinter oder neben die Anthere des kürzesten episepalen Staubgefäßes[1]. In sehr vielen Blüten haben sich bereits um 5 Uhr des Nachmittags desjenigen Tages, an dessen Abend sich ihre Krone ausbreitet, sämtliche epipetale Staubgefäße an die Kronröhre angelegt. In zahlreichen dieser Blüten öffnen sich schon bald nach den Pollensäcken der letzten episepalen Anthere die der Anthere des längsten epipetalen Staubgefäßes; um 8 Uhr sind in manchen Blüten bereits zwei bis drei, in einzelnen Blüten sogar schon sämtliche epipetale Antheren geöffnet[2]. Zu dieser Zeit liegen die Antheren der längsten oder sämtlicher episepaler Staubgefäße an den Krönchen[3], die Antheren der epipetalen Staubgefäße aber meist dicht unterhalb der der episepalen Staubgefäße an den Nägeln.

Nach dem Aufspringen der Pollensäcke — sowohl der der episepalen als auch der der epipetalen Antheren[4] — bewegen sich die Wandungen der — ursprünglich — inneren Säcke meist soweit gegeneinander, bis sie ganz oder wenigstens mit ihren Außenrändern aneinander liegen. Die Wandungen der — ursprünglich-äußeren Säcke bewegen sich entweder soweit gegeneinander, bis sie außer an derjenigen Stelle, wo sich das kollabierte und sehr dünne Schaltstück befindet, ganz oder wenigstens mit ihren Rändern aneinander liegen, oder sie gelangen in der Mitte der Anthere auf einer längeren Strecke nicht ganz bis zur Berührung. Wenn die Pollensackwandungen ihre Bewegung beendet haben, ist die ganze — graugrüne oder graugrüngelbe — Oberfläche der Anthere mit Pollen bedeckt. Das die Anthere mit ihrem Filamente verbindende Schaltstück[5] beginnt kurz vor dem Aufspringen der Pollensäcke zu kollabieren; es erschlafft während der Bewegungen der Pollensackwandungen vollständig und verdünnt sich hierbei bedeutend. Da es aber im kollabierten Zustande in der Regel nur die Länge der Breite der bis zur Berührung genäherten Wandungen der äußeren Pollensäcke der sich nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke schnell bedeutend kontrahierenden

[1]) Wenn die eine Seite des Andröceums bedeutend gefördert ist, so ist hin und wieder das längste epipetale Staubgefäß länger als das kürzeste episepale Staubgefäß oder es ist sogar länger als die beiden kürzesten episepalen Staubgefäße.

[2]) In anderen Blüten sind zu dieser Zeit jedoch noch sämtliche epipetale Antheren geschlossen. In manchen Blüten haben die epipetalen Staubgefäße sämtlich oder — meist — zum Teil sogar ihre Aufwärtsbewegung und Torsion zu dieser Zeit noch nicht vollendet oder selbst noch nicht einmal begonnen.

[3]) Hin und wieder überragt jedoch zu dieser Zeit die Anthere des längsten episepalen Staubgefäßes oder der längsten episepalen Staubgefäße den oberen Rand des Krönchens ein wenig.

[4]) Die Antheren von *Melandryum rubrum* sind denen von *M. album* sehr ähnlich — betreffs dieser vergl. S. 305, Anm. 1 —: sie sind gelblich-grauweiß oder grüngelblich-grauweiß gefärbt.

[5]) Das Schaltstück hebt sich vor dem Beginne des Kollabierens wenig vom Filamente ab.

Anthere besitzt[1]), so wird diese letztere nicht sehr beweglich. Sie verharrt zunächst in ihrer bisherigen Stellung, wendet also die eine ihrer Schmalseiten nach unten, ihre beiden pollenbedeckten Breitseiten — die ursprünglichen Innenflächen ihrer Pollensackwandungen — nach rechts und nach links und ihre andere Schmalseite, deren untere Hälfte am Filamente liegt, nach oben; später, wenn das kollabierte Schaltstück vertrocknet, nimmt die Anthere häufig eine ganz unregelmäßige Stellung an. Da der — weißgraue — Pollen sehr wenig kohärent ist, so fällt er bald von den Antheren ab. Da die Staubgefäße zur Zeit des Aufspringens der Pollensäcke ihrer Antheren in der Regel[2]) und so lange als reichlich Pollen an diesen haftet, meist den oberen Rand der Kronröhre nicht überragen, da die Kronröhre, wenigstens anfänglich, außer an der Basis, wo sie fünf Spalten besitzt, in der Regel seitlich vollständig geschlossen ist, und da die Längsachse der Blüte meist horizontal oder schräg aufwärts gerichtet ist, so fällt, falls die Blüte nicht sehr stark erschüttert wird, meist der gesamte sich von den Antheren ablösende Pollen auf die den Antheren benachbarte Partie der Kronröhrenwand, vorzüglich auf deren unteren Teil; letzterer ist in der Nähe der Antheren oft dicht mit Pollen bedeckt.

Die meisten derjenigen Blüten, welche sich am Abend geöffnet haben, sondern bis Mitternacht nur wenig oder gar keinen Honig ab. Ihr Duft, ein unreiner Nelkenduft, ist zu dieser Zeit sehr schwach, an der einzelnen Blüte vermochte ich ihn vielfach nicht wahrzunehmen. Am Morgen des folgenden Tages — zwischen 6 und 7 Uhr — ist der Duft ebenfalls nur schwach; er nimmt auch im Laufe dieses Tages meist nicht an Stärke zu. Dagegen ist die Honigabsonderung am Morgen etwas stärker als um Mitternacht; sie hält in ungefähr gleicher Stärke bis zum Abend an. Der Honig wird an der meist gelblichgraugrün gefärbten, fettig glänzenden, im oberen Teile meist mit zerstreuten Haaren bedeckten Innenseite der dicken Wand[3]) der ungefähr halbkugeligen Staubgefäßkupula[4]) abgesondert. Er dringt bis zu den behaarten

[1]) Die Länge der Anthere pflegt sich von 2—2 1/2 mm auf 1 1/2—1 2/3 mm zu vermindern.

[2]) Vergl. S. 294 Anm. 3.

[3]) Die Kupula besitzt nur einen engen Innenraum. Von dessen Grunde erhebt sich ein meist 1—3 mm langes — selten längeres oder kürzeres —, entweder sich nach oben hin, und zwar unten schneller als oben, verjüngendes, oder zylindrisches, im Querschnitte kreisrundes, an der Spitze abgerundetes oder gestutztes, graugrünes oder gelblichgraugrünes fädiges Gebilde: entweder die Spitze der Blütenachse oder der Überrest des Gynäceums. Nach Kerner (a. a. O. S. 269) soll in den männlichen Blüten von *Melandryum rubrum* „an Stelle der Fruchtanlage ein winziges Knötchen mit zwei Spitzen, durch welche die Narben angedeutet sind", vorhanden sein. Ich habe derartige Blüten noch nicht gesehen.

[4]) Die Kupula ist ungefähr 2/3—1 mm hoch und besitzt an ihrem oberen Rande — einschließlich ihrer Wand — einen Durchmesser von 1 1/4 bis 1 1/2 mm. Sie trägt auf ihrem oberen Rande die Staubgefäße, von denen die fünf epipetalen außerhalb der fünf episepalen und etwas tiefer als diese inseriert sind.

untersten Filamentpartien und haftet zunächst an diesen. Er würde nun, wenigstens zum größten Teile, vorzüglich da die Blüte, wenigstens bei trockener Witterung, sich im Laufe des Vormittags infolge Erschlaffung ihres Stieles gewöhnlich soweit senkt, daß die Kronröhre eine horizontale oder nur sehr wenig aufwärts gerichtete Lage erhält,[1] an den Filamenten bis zu deren unbehaarten oberen Partien fließen, hier in die Kronröhre tropfen und aus dieser entweder durch die Lücken zwischen den unteren Partien der Nägel in den Kelch, oder, namentlich bei Erschütterung der Blüte durch Wind oder größere Insekten, durch die Mündung nach außen fließen, wenn nicht zu dieser Zeit die schräg durch die Kronröhre ragenden, mit kurzen, nach der Filamentspitze hin an Länge und Dichte abnehmenden, geraden, wie das Filament[2] selbst weißgrauen Haaren besetzten untersten Partien[3] der Filamente den hintersten Teil der Kronröhre abschlössen. Hierdurch wird er gezwungen, durch die Lücken zwischen den zehn Filamentbasen hindurch zu fließen. Er bildet zunächst meist zehn Tropfen an der Außenseite der Filamentbasen. Diese Tropfen fließen später in der Regel zusammen,[4] und darauf rinnt gewöhnlich ein mehr oder weniger großer Teil des Honigs an der Außenseite der Kupula hinab auf deren entweder nur mit vereinzelten oder — häufiger — mit zahlreichen Haaren besetzten[5], 1—1½ mm langen, im Querschnitte kreisrunden, sich nach unten hin ein wenig verdickenden Träger; an der Kupula und ihrem Träger laufen von den Lücken zwischen den Insertionsstellen der Staubgefäße her Furchen hinab. Der Honig bildet auf dem Kupulaträger, der etwas vom Kelche absteht, entweder isolierte Tropfen oder er breitet sich auf ihm mehr — oft bis zu seiner Insertionsstelle — aus. Der Kelch liegt zwar oben so dicht an den Kronblättern an, daß kein Insektenrüssel zwischen beiden hindurch in den Kelchgrund eindringen kann; da aber, wie schon dargelegt wurde, die Kronröhre unten fünf 3—4 mm lange Spalten besitzt, so kann der Rüssel lang-

[1] Die Kronblattplatten stehen zu dieser Zeit in der Regel senkrecht zur Längsachse der Blüte. Sie sind meist nur noch schwach muldig gebogen, lassen aber auch jetzt oft noch deutlich die Knospenrollung erkennen.

[2] Das Filament ist ziemlich dünn, besitzt einen ungefähr kreisrunden Querschnitt und verjüngt sich nach der Spitze hin.

[3] In beiden Staubgefäßkreisen ist die Länge der behaarten Partie des Filamentes dessen Gesamtlänge proportional. Bei dem am Abend des zweiten Blühtages meist 14—15½ mm langen längsten episepalen Filamente beträgt sie zu dieser Zeit 5—6 mm; bei dem zu dieser Zeit von der Stelle ab, wo es sich von der Nagelbasis ablöst — das epipetale Staubgefäß ist mit dem Nagel ¾—1 mm weit verschmolzen —, 8½–10½ mm langen kürzesten epipetalen Filamente beträgt sie 2½—3 mm. Die längsten epipetalen Staubgefäße sind nicht selten etwas weiter als die kürzesten episepalen Staubgefäße mit Haaren besetzt.

[4] Häufig zunächst zu fünf Tropfen, von denen je einer an der Außenseite der Basis jedes der episepalen Staubgefäße haftet.

[5] Die Haare stehen in vielen Fällen nur unterhalb der Insertionsstellen der episepalen Staubgefäße; sie bilden in diesem Falle fünf am Kupulaträger hinablaufende Streifen.

rüssliger Insekten bequem von der Kronröhre aus zu dem an der Außenseite der Kupula und auf ihrem Träger befindlichen Honig gelangen.

Diejenigen epipetalen Antheren, welche sich am ersten Blühtage noch nicht geöffnet haben, öffnen sich am Vormittage des zweiten Blühtages. An diesem führen außerdem diejenigen Staubgefäße, welche am ersten Blühtage sich noch nicht aufwärts bewegt und noch nicht tordiert haben, ihre Aufwärtsbewegung und Torsion aus, worauf sich die Pollensäcke ihrer Antheren in der Regel bald öffnen. Gegen Mittag pflegen in allen denjenigen Blüten, deren Kronen sich am vorausgehenden Abend ausgebreitet haben, die Pollensäcke sämtlicher Antheren geöffnet zu sein. Am Abend des zweiten Blühtages heben sich die Blüten meist wieder etwas. Im Verlaufe des dritten, seltener erst des vierten Tages lösen sich die Blüten durch Abgliederung von ihren Stielen ab.[1] Ihre Kronen sind seit dem Abend des ersten Blühtages etwas gewachsen — der Durchmesser derselben beträgt jetzt meist 20—25 mm — und ihre Staubgefäße[2] haben sich in der Regel so bedeutend verlängert, daß mehrere oder alle episepale — die längsten bis 2 mm — den oberen Rand der Krönchen überragen und die Antheren sämtlicher epipetaler an der Innenseite der Krönchen liegen oder die der längsten derselben den oberen Krönchenrand etwas überragen.

Bei heiterer, warmer Witterung gleicht die Entwickelung der Krone[3] der weiblichen Blüte[4] bis zu deren Ausbreitung ganz der im Vorstehenden beschriebenen Entwickelung der Krone der männlichen Blüte. Wie die meisten männlichen Kronen, so öffnen sich auch die meisten — zu dieser Zeit durchschnittlich 7 mm langen — weiblichen Kronen zwischen 8 und 11 Uhr abends. Während sich bei der männlichen Blüte nach der Kronenöffnung die einzelnen Kronblattplatten meist bis in eine zur Längsachse der Blüte ganz oder ungefähr senkrechte Stellung bewegen, gehen sie bei der weiblichen Blüte sehr häufig[5] nur soweit nach außen, daß die Krone eine trichterförmige Gestalt erhält, und verharren sie bei ihr sehr häufig bis zum Verwelken in dieser Stellung. Sowohl die Platten als auch die Nägel der Blüte sind — zu dieser Zeit und während des ganzen Verlaufes des Blühens — gleich groß, gleichmäßig um die Längsachse der Blüte verteilt und gleichmäßig gegen diese geneigt. Die Längs-

[1] Die Abgliederungsstelle befindet sich entweder unmittelbar an der Insertionsstelle des Kelches oder bis 1 mm, seltener etwas mehr unterhalb dieser.

[2] Die Antheren haften bis zum Abfallen der Blüte an den Filamenten.

[3] Die Färbung der weiblichen Krone weicht von der der männlichen Krone nicht ab.

[4] Die Anzahl der Blüten der weiblichen Individuen pflegt geringer als die der männlichen Individuen zu sein. Man kann die beiden Geschlechter meist schon aus bedeutender Entfernung unterscheiden.

[5] Vielfach gehen sie jedoch eben soweit nach außen wie die der männlichen Blüte.

achse der Blüte befindet sich zur Zeit der Ausbreitung der Krone meist in schräg aufwärts gerichteter Lage[1]) und behält in der Regel diese Lage bis zum Ende des Blühens bei.[2])

Die — meist fünf — Griffel[3]) strecken sich[4]) meist schon aus der Knospe — entweder früher, oder später — etwas hervor.[5]) Ihre Enden bleiben einige Zeit, während welcher sich dieselben etwas nach außen — nach innen konvex — krümmen, unbedeckt, werden dann aber wieder von der Krone umschlossen, da diese schneller wächst als die Griffel, und werden erst wieder frei, wenn sich die Kronblattplatten ausbreiten. Bei der Mehrzahl der Blüten beginnen die Griffel bereits einige Zeit, bevor sich die Krone ausbreitet, vorzüglich im oberen, die Insertionsstellen der Krönchen überragenden Teile an der Innenseite stärker als an der Außenseite zu wachsen und sich im oberen Teile spiralig nach links zu krümmen; wenn sich die Krone ausbreitet, neigen sich die oberen Teile der Griffel mehr oder weniger weit nach außen. Beim Weiterwachsen neigen und krümmen sich die oberen Teile noch stärker. Zuletzt liegen entweder deren nach oben und schwach nach rechts konvexe untere Partien auf den Krönchen,[6]) die sie mehr oder weniger weit nach außen biegen, und deren 1/2 bis zweimal, und zwar entweder in einer Ebene oder — meist — korkzieherartig, spiralig gekrümmte obere Partien in sehr verschiedener Stellung auf den Platten: oder die oberen Teile der Griffel sind von unten an spiralig gekrümmt und liegen in der verschiedensten Weise auf den Krönchen und den Platten. Bei den übrigen Blüten ragen die Griffel zur Zeit der Ausbreitung der Krone ungefähr parallel zur Längsachse der Blüte — oft nur wenig — aus der Nagelröhre hervor. Sie sind entweder noch garnicht oder erst schwach spiralig gekrümmt. Beim Weiterwachsen bleiben sie entweder aufrecht oder neigen

1) Sehr häufig ist die Längsachse der Blüte ungefähr unter einem Winkel von 45° gegen die Horizontalebene geneigt.

2) Die Längsachse vieler Blüten befindet sich jedoch in fast oder vollständig horizontaler, die mancher Blüten sogar in ein wenig abwärts gerichteter Lage.

3) Die meist weißgrauen Griffel sind oft unten mehr oder weniger weit miteinander verklebt. Sie verjüngen sich nach der Spitze hin und besitzen einen elliptischen Querschnitt — unten steht die große Achse der Ellipse in radialer Richtung, oben senkrecht auf dieser. Ihre Innenseite trägt von unten ab einen Narbenpapillenstreif. Die Papillen stehen unten nur in der Mitte, bedecken weiter oben die ganze Innenseite, treten darauf auch auf die Seitenflanken hinüber und bedecken die äußerste Griffelspitze ringsherum. Sie sind recht lang und nehmen nach der Spitze hin an Länge zu.

4) Gewöhnlich nicht alle fünf gleich weit.

5) Das Hervortreten der Griffel aus der Knospe wurde schon von Gärtner (Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse (1844) S. 17—18) beobachtet.

6) Die am Rande unregelmäßig gezackten Krönchen der weiblichen Blüten sind viel niedriger als die der männlichen Blüten und meist ähnlich oder ebenso wie die Platten, seltener weiß gefärbt. Sie heben sich somit meist garnicht von den Platten ab. Da aber die Griffel weißgrau oder blaßrosa gefärbt sind, so hebt sich in der weiblichen Blüte die Mitte der Krone meist ebenso scharf von deren Randpartie ab wie in der männlichen Blüte.

sie sich etwas nach außen und krümmen sie sich ein- bis zweimal mehr oder weniger steil spiralig. Sie erreichen meist eine bedeutendere Länge[1]) als die Griffel der Mehrzahl der Blüten, bleiben aber dünner als diese und besitzen kürzere Narbenpapillen als dieselben. Zwischen beiden Griffelformen sind zahlreiche Zwischenglieder vorhanden. In der Regel tordieren die Griffel so stark nach links, daß der Papillenstreif im oberen Teile an die konvexe Flanke zu liegen kommt.

In den meisten Blüten scheinen die Narben zur Zeit der Ausbreitung der Krone konzeptionsfähig zu sein.[2]) Sie bleiben, wenn sie im Laufe des auf den Abend, an welchem sich die Krone ausbreitet, folgenden Tages bestäubt werden, meist bis zum nächsten Tage frisch; dann verwelken die Griffel. Wenn diese nicht bestäubt werden, so erhalten sie sich bedeutend länger. Die Kronblätter, welche vielfach etwas kleiner bleiben als die der männlichen Blüten, beginnen entweder gleichzeitig mit den Griffeln oder — seltener — schon etwas vor diesen zu verwelken; hin und wieder sind die Kronen schon völlig verschrumpft, wenn die Griffel noch ein ganz frisches Aussehen besitzen.

Wie die männlichen Blüten, so duften auch die weiblichen Blüten von *Melandryum rubrum* nur unbedeutend. Auch hinsichtlich des Beginnes und der Dauer der Honigabsonderung sowie der Menge des abgesonderten Honigs gleichen die weiblichen Blüten den männlichen. In den weiblichen Blüten wird der Honig an der hellgraugelben, fettig glänzenden Innenseite der Wand[3]) der schüsselförmigen Kupula,[4]) in welch letztere die Basis des Fruchtknotens eingesenkt ist, abgesondert. Der Honig steigt zwischen der Oberfläche der Fruchtknotenbasis und der Wand der Kupula aufwärts und tritt am oberen Rande der Kupula[5]) hervor. Es sammelt sich zunächst auf der Oberfläche des Fruchtknotens

[1]) Sie werden bis 12 mm lang, während jene meist nur bis 8 oder 9 mm lang werden. Die langgriffligen Blüten besitzen einen dünneren Fruchtknoten und größere Staubgefäßreste als die kurzgriffligen Blüten; vergl. auch S. 300, Anm. 4.

[2]) Ich konnte leider nicht feststellen, wann die Konzeptionsfähigkeit der Narben beginnt; die aus der Knospe hervortretenden Griffelenden haben häufig schon recht lange Papillen. Vergl. hierzu Gärtner a. a. O. S. 18—20.

[3]) Die Wand der weiblichen Kupula ist dünner als die der männlichen.

[4]) Die Kupula besitzt an ihrem oberen Rande — einschl. ihrer Wand — einen Durchmesser von 2—2½ mm.

[5]) Der obere Rand der Kupula trägt die Staubgefäßreste. Diese sind meist deutlich in Filament und Anthere gegliedert. Die Filamentreste sind entweder 1—2 mm lange, zylindrische, oder meist noch kürzere, konische, im Querschnitte kreisrunde oder elliptische, oft gebogene, kahle oder mit wenigen kurzen, abstehenden Haaren besetzte, hellgraugelbe oder hellgraugrüne Gebilde. Die in der Größe bedeutend schwankenden, dünnen, mehr oder weniger durchscheinenden Antherenreste besitzen einen ungefähr elliptischen oder quadratischen oder rechteckigen Umriß. Seltener bestehen die Staubgefäßreste nur aus einem Antherenreste, welcher einer winzigen Erhebung des oberen Kupularandes oder dem flachen Rande der Kupula selbst aufsitzt. Nach Kerner (a. a. O. S. 269) bilden die Staubgefäßreste von *Melandryum rubrum* „dreieckige Gewebekörper in der Länge von kaum 1 mm und tragen an Stelle der Anthere ein kleines, glänzendes Knötchen ohne Pollen“.

zwischen den sehr häufig sowohl an der Innen- als auch an der Außenseite mit kurzen Haaren besetzten Nagelbasen — vorzüglich um die Reste der episepalen Staubgefäße herum — sowie zwischen der Fruchtknotenoberfläche und den Nägeln, wo er häufig recht weit hinaufsteigt. Dann fließt er in der Regel an der Außenseite der Kupula bis zu deren sehr kurzem, dickem Träger[1]) hinab.[2]) Sowohl an der Kupula als auch an ihrem Träger, die beide vielfach unterhalb der Insertionsstellen der episepalen Staubgefäßreste mehr oder weniger dicht mit Haaren besetzt sind, laufen von den Lücken zwischen den Insertionsstellen der Staubgefäßreste her Rinnen hinab. Da die aus den Nägeln gebildete Partie der Kronröhre der weiblichen Blüte denselben Bau und etwas geringere Länge[3]) besitzt wie die gleiche Partie der Kronröhre der männlichen Blüte,[4]) so kann der an der Kupula und dem Kupulaträger der weiblichen Blüte haftende Honig ebenso bequem von langrüßligen Insekten ausgebeutet werden wie der in der männlichen Blüte an diesen Teile haftende[5]).

*Melandryum rubrum* ist vollständig auf Bestäubung durch Insekten angewiesen. An den eingangs angegebenen Örtlichkeiten der Umgebung von Halle, an denen ich diese Art untersucht habe, werden deren Narben merkwürdigerweise hauptsächlich durch eine Käferart, *Byturus fumatus*, bestäubt.[6]) Die Individuen dieser Käferart verzehren sowohl den Pollen als auch die Antheren und Filamente der männlichen Blüten,[7]) deren Kronröhre manchmal fast ganz mit ihnen erfüllt ist; hierbei behaften

[1]) Kupula und Kupulaträger besitzen zusammen eine Länge von $^3/_4$ bis $1^1/_2$ mm.

[2]) Der Honig haftet so fest an den genannten Stellen, daß er, auch wenn die Kronröhre sich in horizontaler oder ein wenig abwärts geneigter Lage befindet, selbst bei heftiger Erschütterung der Blüte weder — durch die fünf Lücken zwischen den unteren Partien der Nägel — in den Kelch, noch aus der Kronröhre nach außen hinaus fließt.

[3]) Der Nagel der weiblichen Blüte besitzt meist eine Länge von 9—11 mm.

[4]) Die Verzahnung der Kronblätter der weiblichen Blüte untereinander, die im allgemeinen der der Kronblätter der männlichen Blüte gleicht, ist deswegen, weil die Nische, in welche der Nagelfortsatz des deckenden Kronblattes eingedrückt ist, viel flacher als die der männlichen Blüte ist, und weil außerdem dieser Nagelfortsatz vielfach nur wenig gebogen ist, noch weniger fest als die der Kronblätter der männlichen Blüte; die Kronblätter trennen sich meist sofort nach Spaltung des Kelches voneinander. Sie werden aber durch die ihren Nägeln und vielfach auch der Basis ihrer Platten fest anliegenden, $2^1/_2$—$3^1/_2$ mm langen Zähne des weitbauchigen, bei den langgriffligen Blüten ungefähr ellipsoidischen, meist 12—14 mm langen, oft nur zehnrippigen, bei den kurzgriffligen Blüten konischen, meist 9—12 mm langen, gewöhnlich zwanzigrippigen Kelches, der durch seine kräftigen Rippen recht derbwandig ist, unverrückbar in ihrer Lage erhalten.

[5]) Die fünf Lücken zwischen den unteren Partien der Nägel besitzen in der weiblichen Blüte ungefähr dieselbe Gestalt wie in der männlichen Blüte und meist eine Länge von 4—$4^1/_2$ mm.

[6]) Betreffs der bisher anderwärts beobachteten Besucher der Blüten von *Melandryum rubrum* vergl. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie Bd. 2. 1. Teil (1898) S. 175—176.

[7]) Sie lecken wohl auch den an der Innenseite der Kupula und der Filamentbasen haftenden Honig.

sie sich oft sehr reichlich mit dem krümeligen Pollen. Sie verweilen zwar meist recht lange in einer männlichen Blüte, verlassen diese aber doch nach einiger Zeit und begeben sich nach einer anderen Blüte der Art. Hierbei gelangen sie sehr häufig auf eine weibliche Blüte. Auf den weiblichen Blüten scheinen sie sich in der Regel nicht lange aufzuhalten, wahrscheinlich weil die Griffel, die sie meist nur unbedeutend beschädigen, ihnen nicht schmecken. Trotzdem führen sie, falls sie sich vorher in männlichen Blüten mit Pollen behaftet haben, wohl stets eine Bestäubung der Narben der von ihnen besuchten weiblichen Blüten herbei. Außerdem werden sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten manchmal von pollenfressenden Schwebfliegen besucht, die zwar auf den weiblichen Blüten, welche ihnen nichts bieten, nur kurze Zeit verweilen, dabei aber doch wohl stets, falls sie mit Pollen behaftet sind, deren Narben bestäuben. Nur die Blüten der an Waldrändern wachsenden Individuen werden hin und wieder von langrüssligen Insekten, und zwar von Faltern (*Pieris brassicae* und *rapae* sowie *Vanessa urticae)* und *Bombus hortorum*.[1]) ihres Honigs wegen besucht. Diese Insekten, welche infolge ihrer bedeutenden Rüssellänge den Honig leicht erlangen, behaften beim Besuche der männlichen Blüten wohl stets ihren Rüssel und häufig auch ihren Kopf mit dem Pollen, der die Innenseite des vorderen Teiles der Kronröhrenwand und anfänglich auch die Antheren ringsherum recht dick bedeckt. Und beim Besuche der weiblichen Blüten berühren sie wohl regelmäßig mit den genannten Körperteilen die Griffel, die nicht selten den Kronröhreneingang fast völlig versperren.

*Melandryum rubrum* wird bei Halle also, wie es scheint, ausschließlich oder fast ausschließlich von Taginsekten besucht. Auch anderwärts scheinen die Blüten dieser Art vorzüglich von Taginsekten besucht zu werden. Auf diesen Besucherkreis weist ja auch schon die Färbung ihrer Kronen und der Umstand, daß sie bei Abend und Nacht nur schwach duften, mit Bestimmtheit hin. Die im vorstehenden mitgeteilten, für eine hauptsächlich von Taginsekten besuchte Blüte sehr auffälligen Zeiten des Aufblühens und der Öffnung der — meisten — Pollensäcke von *Melandryum rubrum* deuten aber wohl darauf hin, daß dieses von einer Art — wohl schon einer *Melandryum*-Art — abstammt, welche wie *M. album* von Abendinsekten besucht und bestäubt wurde und wie jenes eine weiße Kronenfarbe besaß. Die neue Art, d. h. *Melandryum rubrum*, die eine rote Kronenfarbe annahm, konnte die Aufblühzeit und die Zeit der Öffnung der Pollensäcke der Stammart beibehalten, weil ihre Krone eine mehrtägige Lebensdauer besitzt und ihr Pollen, der mindestens 24 bis 36 Stunden funktionsfähig bleibt, nicht oder doch nur in geringer Menge aus der Kronröhre hinausfallen kann, es aber für das Zustandekommen der Bestäubung ihrer Narben gleich-

[1]) Eine andere Hummelart, *Bombus terrestris*, erbricht die Blüten und raubt den Honig; vergl. S. 313, Anm. 2.

gültig ist, ob er zu der Zeit, wenn die Blüte von Insekten besucht wird, an den Antheren oder an der Innenseite der Kronröhrenwand haftet.

## 2. *Melandryum album.*

Diese Art wurde von mir während der Monate Juli, August und September an Gebüschrändern des Saaletales zwischen Halle und Brachwitz untersucht.

Bei heiterer, warmer Witterung beginnt die — zu dieser Zeit zusammengerollte[1]) — Krone der meisten männlichen Blüten erst am Vormittage des ersten Blühtages sich aus dem Kelche, der sich kurz vorher geöffnet hat, hervorzustrecken. Aber bereits zwischen 10 und 11 Uhr ragt die Krone zahlreicher Blüten vollständig aus dem Kelche hervor. Schon während sich die Krone aus dem Kelche hervorstreckt, beginnt sie sich aufzurollen. Ihre Aufrollung setzt sich nach ihrem völligen Hervortreten aus dem Kelche fort. Jedoch erst nach mehreren Stunden pflegt sie ganz aufgerollt zu sein: erst zwischen 6 und 7 Uhr — im August —, oder erst nach 7 oder sogar erst nach 8 Uhr — im Juli —[2]) pflegen sich die einzelnen Platten der Krone[3]) nach außen zu bewegen. Ihre Auswärtsbewegung schreitet so weit fort, bis sie, im oberen Teile schwach muldig — mit nach dem Blütenstiele hin gerichteter Konvexität[4]) —, ungefähr senkrecht zur Längsachse der Kronröhre stehen oder mit dieser einen — doch sehr großen — spitzen nach hinten geöffneten Winkel bilden. Die fünf Platten der Blüte sind gleich groß, gleichmäßig um die Längsachse der Kronröhre verteilt und gleichmäßig gegen diese geneigt:[5]) sie decken sich meist nur im untersten Teile mit ihren Rändern. Zu dieser Zeit befindet sich der meist 4 bis 5 1/2 mm lange,[6]) im Querschnitte runde, an der Basis in der Regel ein wenig verdickte gemeinsame Träger der Staubgefäßkupula und der Kronblätter meist in ungefähr horizontaler Lage. Die Staubgefäßkupula, der an der Außenseite die Basen der Kronblätter angewachsen sind, ist an ihn unter einem nach oben offenen, sehr stumpfen Winkel angesetzt;[7]) sie ist also etwas

---

1) Die Kronblätter besitzen gedrehte Knospendeckung.

2) Nach Kerner (a. a. O. S. 192) öffnen sich die Knospen von *Melandryum rubrum* (wo und in welcher Jahreszeit?) kurz nach 6 Uhr nachmittags.

3) Die weißgefärbten, meist ungefähr keilförmigen Platten besitzen einen in der Regel bis zur Mitte oder etwas weiter hinab reichenden breiteren oder schmaleren medianen Einschnitt. Ihre beiden Zipfel besitzen vorne meist schräge, sich nach dem Einschnitte hin hebende — gerade oder konvexe oder ausgebuchtete, ganzrandige oder mehr oder weniger unregelmäßig gezackte — Ränder; die oberen Ecken jedes Zipfels sind meist mehr oder weniger stark — an den einzelnen Platten der Blüte oft verschieden stark — abgerundet. Hin und wieder besitzen die Platten an jeder Seite einen nach vorne gerichteten Zahn.

4) Sie lassen eine Zeitlang noch deutlich die gerollte Knospenlage erkennen.

5) Diese Verhältnisse ändern sich während des Blühens nicht.

6) Seltener etwas längere oder etwas kürzere.

7) Der Winkel zwischen der Kupula und ihrem Träger ist häufig schon in der noch recht kleinen Knospe vorhanden. Hin und wieder ist er jedoch

steiler aufgerichtet als er.[1]) Die gemeinsame Längsachse der Kupula und der aus den Nägeln[2]) und den Krönchen[3]) gebildeten Kronröhre fällt in die Vertikalebene des Kupulaträgers. Die Richtung der Kronröhre bestimmt die des Kelches. Wie bei *Melandryum rubrum* steht in der Mehrzahl der Blüten oben in der Vertikalebene ein Kelchblatt.[4])

Am Morgen dieses Tages beginnen die episepalen Staubgefäße, die zu dieser Zeit meist im unteren Teile schwach s-förmig — unten schwach nach außen, weiter oben schwach nach innen konvex — gekrümmt,[5]) im oberen Teile aber gerade sind und ungefähr senkrecht auf dem Rande der Staubgefäßkupula stehen, schneller als bisher zu wachsen. Einige Zeit nach dem Beginne ihres beschleunigten Wachstums, während welches ihre Längenunterschiede, die bisher nur sehr unbedeutend waren, bedeutender werden — ihre Länge nimmt in derselben Weise wie bei den episepalen Staubgefäßen von *Melandryum rubrum* in aufsteigender Folge zu[6]) —, werden sie, nachdem kurz vorher ihre[7]) bisherige Krümmung noch etwas stärker geworden ist,[8]) in absteigender Folge negativ geotropisch reizbar,[9]) und hierauf tordieren sie meist, und zwar in derselben Reihenfolge. Hinsichtlich ihrer geotropischen Bewegung, in deren Verlaufe ihre bis-

selbst in der entwickelten Blüte nur sehr undeutlich. Er verdankt seine Entstehung der Reizwirkung der Schwerkraft. Wenn man die Knospen frühzeitig in vertikal aufwärts oder vertikal abwärts gerichteter Lage befestigt, so unterbleibt die Ausbildung des Winkels.

1) Nicht selten ist die Längsachse der Kronröhre unter einem Winkel von 45° oder annähernd 45° gegen die Horizontalebene geneigt.

2) Die Nägel sind denen von *Melandryum rubrum* sehr ähnlich.

3) Die Krönchenzipfel sind ähnlich gestaltet, gekrümmt und geneigt wie die von *Melandryum rubrum*.

4) Die Blüte gibt spontan ihre Stellung nicht wieder auf.

5) Hin und wieder haben sich die Staubgefäße zu dieser Zeit jedoch noch gar nicht gekrümmt.

6) Häufig ist die eine Seite des Andröceums, und zwar bei dessen einzelnen Staubgefäßpaaren nicht immer die gleiche, mehr oder weniger gefördert.

7) Vielfach krümmen sich nur die unteren Staubgefäße stärker, während die oberen — oft sehr — schwach gekrümmt bleiben.

8) Vorzüglich die nach Innen gerichtete Konvexität oder nur diese.

9) Wenn die Blüten von *Melandryum album* und *M. rubrum*, nachdem sich ihre Staubgefäße aufgerichtet haben, gedreht werden, so krümmen sich ihre Staubgefäße schnell wieder aufwärts. Doch ist die neue Krümmung der Staubgefäße in der Regel schwächer als die Krümmung der nicht gedrehten Staubgefäße; und wenn die Drehung erst am zweiten oder am dritten Tage erfolgt, so behalten alle Staubgefäße oder wenigstens die episepalen oder deren obere deutliche Spuren ihrer bisherigen Krümmung. Namentlich dann bleiben Spuren zurück, wenn die Blüte um weniger als 180° gedreht wird. Wenn eine Blüte am Nachmittage des ersten Blühtages oder am Vormittage des zweiten Blühtages um 180° gedreht wird, so bleiben die Längenunterschiede ihrer Staubgefäße viel unbedeutender als die der Staubgefäße der nicht gedrehten Blüte. Wenn eine ältere Knospe in vertikal aufwärts gerichteter Stellung befestigt wird, so bleiben die Staubgefäße aufrecht. Sie sind entweder unten schwach nach innen konvex, oben gerade, oder ganz gerade und dann meist etwas nach innen geneigt. Sie besitzen deutliche Längendifferenzen.

herige Krümmung verschwindet, und ihrer Torsion gleichen sie in allem Wesentlichen den episepalen Staubgefäßen von *Melandryum rubrum*. Schon um 10 Uhr vormittags liegen in recht vielen Blüten sämtliche episepale Staubgefäße an der oberen Wand der Kronröhre[1]), und zwar, wenn ein Kronblatt oben in der Vertikalebene steht, an diesem, wenn ein Kelchblatt oben steht, an den beiden oberen Kronblättern.[2]) Die Torsion der Staubgefäße findet vielfach bald nach dem Beginne ihrer Aufwärtsbewegung, vielfach jedoch erst, wenn sie bereits an der Kronröhrenwand anliegen, statt.

[1]) Ihre Lage gleicht vollständig der der episepalen Staubgefäße von *Melandryum rubrum* während des gleichen Entwickelungsstadiums. Ihr oberer Teil liegt also fest an der oberen Wand der Kronröhre, ihr unterster Teil ist ein wenig nach hinten und oben konvex gekrümmt. Wenn keine Seite des Andröceums gefördert ist, so liegen zweimal zwei Antheren nebeneinander und diese beiden Paare in kurzen Abständen hintereinander, während die fünfte Anthere entweder dicht vor den Paaren — wenn oben in der Vertikalebene ein Kelchblatt steht — oder dicht hinter ihnen — wenn oben ein Kronblatt steht — liegt. Wenn die eine Seite des Andröceums bedeutend gefördert ist, so liegen manchmal alle Antheren einzeln dicht hintereinander.

[2]) Die Staubgefäße von *Melandryum album* drängen meist kräftiger gegen die obere Wand der Kronröhre an als die von *M. rubrum*. Wenn man am ersten Blühtage zwischen 1 und 2 Uhr das Perianth abträgt, so pflegen sich die episepalen Staubgefäße so stark — bogig — zu krümmen, daß ihre Spitzen oder wenigstens die Spitzen der längsten von ihnen — die Stärke der Krümmung nimmt häufig in absteigender Folge etwas ab — ungefähr über der Kupula oder sogar über deren Träger stehen. Am zweiten Blühtage pflegt die Krümmung der episepalen Staubgefäße noch stärker zu sein; zwischen 1 und 2 Uhr nachmittags krümmen sie sich meist soweit, daß ihre Spitzen oder wenigstens die der längsten von ihnen über der Basis des Kupulaträgers oder sogar über dem Ende des Blütenstieles stehen. Die epipetalen Staubgefäße krümmen sich am Vormittage des zweiten Blühtages um 10 Uhr meist so stark, daß ihre Spitzen über der Kupula stehen; am Nachmittage dieses Tages krümmen sie sich vielfach ebenso stark wie die episepalen Staubgefäße.

Da die meist 5—7 mm langen Zähne des meist ungefähr länglich-ellipsoidischen, 16—22 mm langen und an der weitesten Stelle meist $6^1/_2$ bis $8^1/_2$ mm weiten, schwach- und wenig- (meist nur zehn-) nervigen, weichwandigen Kelches zwar recht weit an den Nägeln, welche den Kelch in vielen Fällen nicht unbedeutend überragen, oder — viel seltener — an den Nägeln und den Platten anliegen, aber infolge der Schwäche der Kelchwand nur einen geringen Druck auf die Kronblätter ausüben, so würden die letzteren zweifellos nicht selten durch eine stärkere Erschütterung der Blüte aus ihrer ursprünglichen Stellung verschoben oder von den kräftig gegen sie andrängenden Staubgefäßen auseinander gedrängt werden, und diese würden häufig zwischen ihnen hindurch aus der Kronröhre, aus der auch ein bedeutender Teil des von den Antheren abstäubenden Pollens fallen würde, hinaus in den Kelch dringen, wenn sie nicht fester miteinander verbunden wären als die Kronblätter von *Melandryum rubrum*. Die entsprechend gebogene untere Partie des Nagelfortsatzes der deckenden Seite des Kronblattes ist fest in die in der bei *Melandryum rubrum* beschriebenen Weise durch einen Eindruck in der Plattenbasis vergrößerte Nische der gedeckten Seite des Nachbarkronblattes eingepreßt. Der Nagelfortsatz liegt sowohl auf dem Seitennerven als auch auf dem Mittelnerven, die beide fest in ihn eingedrückt sind; er reicht häufig sogar über den Mittelnerv hinaus bis zur Nische auf der deckenden Seite des Kronblattes und ist dann mehr oder weniger fest in diese eingepreßt. Der Nagelfortsatz der gedeckten Seite des Kronblattes

Zwischen 1 und 2 Uhr nachmittags beginnen in einzelnen Blüten die episepalen Antheren, welche zu dieser Zeit meist ihre ursprüngliche Innenseite abwärts wenden, aufzuspringen; die Antheren der längsten Staubgefäße machen den Anfang, an sie schließen sich schneller oder langsamer die der übrigen episepalen Staubgefäße in absteigender Folge an. Bis gegen 5 Uhr nachmittags sind — wenigstens im Juli und August — in der Regel in den meisten derjenigen Blüten, deren Krone sich an dem betreffenden Tage ausbreitet, die Pollensäcke sämtlicher episepaler Antheren[1]) aufgesprungen. Die Antheren der längsten episepalen Staubgefäße liegen jetzt gewöhnlich an den Krönchen. Nach dem Aufspringen der Pollensäcke verhalten sich deren Wandungen wie die der Pollensäcke der episepalen Antheren von *Melandryum rubrum*. Es bedeckt sich also bei *Melandryum album* wie bei jener Art die ganze — graugelbe — Oberfläche der sich nach dem Aufspringen der Pollensäcke stark kontrahierenden Anthere[2]) mit Pollen. Der — weißgraue — Pollen von *Melandryum album* ist ebenso wie der von *M. rubrum* wenig kohärent; er fällt infolgedessen wie dieser sehr bald von den Antheren ab und bedeckt dann die Wände der vorderen Partie der Kronröhre, vorzüglich die untere Wand dieser Partie, mehr oder weniger dicht. Da die Nägel, außer im unteren Teile, und meist auch, wenigstens anfänglich, die Krönchen sich seitlich fest decken, so kann, wenn die Blüte nicht stark erschüttert wird — wenigstens anfänglich — meist kein Pollen aus der

---

liegt an der Innenseite des angrenzenden Krönchenzipfels des deckenden Nachbarkronblattes und umfaßt meist, und zwar häufig recht fest, mit seinem mehr oder weniger stark umgebogenen Rande dessen Rand.

Schon Wydler [Über die Verstäubungsfolge der Antheren von *Lychnis vespertina* Sibth., Denkschriften d. kgl. bayer. botanischen Gesellschaft zu Regensburg 4. Bd. 1. Abt. (1859) S. 65—74 (69—71)] hat beobachtet, daß die Blüten von *Melandryum album* „einseitige Neigung der Stamina — durch bogenförmige Krümmung ihrer Staubfäden — und zwar in der der Ordnung des Stäubens entgegengesetzten Richtung" besitzen. Außerdem hat er bei dieser Art „cyklenweises Verstäuben: zuerst der Kelch- dann der Kronstaubfäden, successives Stäuben der Glieder eines Cyklus und dem entsprechend stufenweise abnehmendes Größenverhältniß der Stamina" und „Unabhängigkeit der Verstäubung von der Wendung der Blüthenspirale überhaupt als insbesondere von der genetischen Folge der Stamina" beobachtet.

[1]) Sowohl die episepale als auch die epipetale Anthere besitzt einen ungefähr rechteckigen Umriß und eine Länge von 2—2½ mm und eine Breite von ungefähr ¾—1 mm. Ihre an den Enden verjüngten Hälften sind oben und unten durch kurze Einschnitte ein wenig voneinander getrennt. Diese Einschnitte sind an der Innenseite der Anthere durch eine enge Furche miteinander verbunden. An der Außenseite der Anthere erhebt sich unmittelbar oberhalb der Mitte meist aus einer flachen Medianfurche mehr oder weniger eine im Umrisse elliptische oder rhombische Konnektivschwiele, an welche das Filament, dessen Ende in der tiefen Medianfurche unterhalb der Schwiele liegt, von unten her angesetzt ist. Die Öffnungsspalte verlaufen auf den Innenseiten der Hälften. Die Anthere ist gelblichweißgrau oder grüngelblichweißgrau gefärbt.

[2]) Sie besitzt einige Zeit, nachdem die Wandungen der Pollensäcke ihre Bewegung beendet haben, eine Länge von 1½—1⅔ mm.

Kronröhre hinausfallen[1]. Das Schaltstück[2] kollabiert zu derselben Zeit und in derselben Weise wie das von *Melandryum rubrum*[3]. Da es aber wesentlich länger ist als das der letzteren Art, so erhält die Anthere einen viel höheren Grad von Beweglichkeit als die dieser Art. Dennoch pflegt sie die bisherige Stellung[4] spontan erst dann zu verlassen, wenn das kollabierte Schaltstück beim Vertrocknen seine Elastizität einbüßt und sich infolgedessen stärker kontrahiert. Zu dieser Zeit haftet gewöhnlich kein oder doch nur noch wenig Pollen mehr an ihr.

Ungefähr gleichzeitig mit der Ausbreitung ihrer Krone beginnt die Blüte zu duften[5] und Honig abzusondern. Der Honig wird an der ungefähr honigfarbigen, oben meist mit zerstreuten Haaren besetzten Innenseite der dicken Wand der ungefähr halbellipsoidischen Staubgefäßkupula[6] abgesondert. Er wird in derselben Weise[7] wie bei *Melandryum rubrum* daran gehindert, auf die Kronröhrenwand zu tropfen und von hier in den Kelch oder durch die Kronröhrenmündung nach außen zu fließen, und gezwungen, zwischen den Staubgefäßbasen hindurch auf die

---

[1]) Höchstens kann, wenn die Kronröhre steil aufgerichtet ist, etwas Pollen durch die Lücken zwischen den unteren Teilen der Nägel in den Kelch fallen. Betreffs der Stellung der Blüte während der hellsten Tagesstunden vergl. S. 309.

[2]) Das Schaltstück hebt sich vor dem Beginne des Kollabierens äußerlich nicht vom Filamente ab.

[3]) Das Filamentende nimmt nach dem Kollabieren des Schaltstückes eine ungefähr halbellipsoidische Gestalt an.

[4]) Es stehen ihre beiden pollenbedeckten Breitseiten ungefähr parallel zur Vertikalebene der Blüte und ihre beiden Schmalseiten, deren hintere gewöhnlich die obere Wand der Kronröhre berührt, ungefähr parallel zum Filamente. Das kollabierte Schaltstück steht meist ungefähr senkrecht zu der hinteren Schmalseite der Anthere und dem Filamente. Wenn die Anthere, so lange wie das Schaltstück noch elastisch ist, durch Gewalt aus ihrer Stellung bewegt wird, so kehrt sie nach dem Aufhören der Einwirkung, falls das Schaltstück nicht zerrissen wurde, wieder in jene zurück.

[5]) Der Duft ist ein aminoider Nelkenduft.

[6]) Die ohne — äußerlich — deutliche Grenze in ihren Träger übergehende graugrüne Kupula ist ungefähr $1^1/_2$ mm hoch und besitzt an ihrem oberen Rande — einschließlich der Wand — einen Durchmesser von ungefähr 2 mm. Ihr Innenraum ist in seinem unteren, längeren Teile ungefähr zylindrisch und sehr eng; oben geht er in eine flache Mulde über. Vom Grunde dieses Innenraumes erhebt sich ein meist $3^1/_2$—$5^1/_2$ mm langes, selten längeres, nach der Spitze hin verjüngtes, graugrünes, fadenförmiges Gebilde. Die untere Partie dieses Gebildes ist in den unteren, zylindrischen Abschnitt des Innenraumes der Kupula eingesenkt, deren Innenwand ihm fest anliegt. Seine obere, freie Partie ist meist entweder ganz oder nur unten mit — oft nur wenigen — abstehenden, nach oben hin kürzer werdenden, grauen Haaren besetzt; nur selten fehlen ihr die Haare ganz.

[7]) Es sind — im ausgewachsenen Zustande — unten die längsten der episepalen Staubgefäße meist ungefähr 5 mm weit, die kürzesten derselben meist ungefähr 3 mm weit, die längsten der epipetalen Staubgefäße meist ungefähr 4 mm weit und die kürzesten derselben meist ungefähr $2^1/_4$—$2^1/_2$ mm weit mit krausen, etwas abstehenden, nach der Filamentbasis hin im allgemeinen an Dichte und Länge zunehmenden, weißgrauen Haaren recht dicht besetzt. Am Nachmittage des zweiten Blühtages stehen die behaarten Partien der Filamente in zwei dicht hintereinander stehenden Reihen dicht nebeneinander.

Außenseite der Kupula[1]) und von dieser auf den Kupulaträger[2]) zu fließen, auf dessen Oberfläche oder um dessen Insertionsstelle herum er sich ansammelt. Hier können ihn die langrüßligen Abendfalter, die hauptsächlichen Bestäuber der Blüten von *Melandryum album*, leicht erreichen, da zwischen den unteren Teilen der keilförmigen Nägel fünf Lücken von je $3^1/_2$—$4^1/_2$ mm Länge und ungefähr schmal-dreieckigem Umrisse vorhanden sind, durch welche diese Insekten ihre Rüssel von der Kronröhre aus bequem hindurch führen können.

Duft und Honigabsonderung halten mehrere Stunden in ungefähr gleicher Stärke an. Dann werden beide schwächer; gegen Morgen pflegen sie ganz oder fast ganz aufzuhören.

Am Vormittage des zweiten Blühtages welkt das Gewebe der Kronblattplatten zwischen den — kräftigen — Nerven[3]) derselben[4]). Hierauf rollen sich die Plattenzipfel mehr oder weniger weit nach innen ein. Die Einrollung beginnt an dem schrägen Rande des Zipfels; sie schreitet vielfach soweit fort, bis der Zipfel eine ziemlich dünne Rolle bildet. Nach dem Einrollen der Zipfel richten sich die Platten der Blüte meist, doch oft sehr unregelmäßig, soweit auf, daß sie sich untereinander berühren. Vielfach rollen sich die Zipfel auch von den inneren oberen Ecken her etwas ein[5]).

---

[1]) Sowohl an der Kupula als auch an ihrem Träger laufen von den Lücken zwischen den Insertionsstellen der Staubgefäße her Furchen — und zwar von jeder Lücke eine — hinab.

[2]) Der graugrüne Träger ist mit kürzeren oder längeren, gerade abstehenden, krausen, weißgrauen Haaren entweder, wenigstens unten, ringsherum oder nur unterhalb der Insertionsstellen der episepalen Staubgefäße mehr oder weniger dicht bedeckt.

[3]) Jeder Zipfel ist unten von mehreren Längsnerven durchzogen, welche sich weiter oben reich verzweigen. Die meisten der letzten Verzweigungen laufen ungefähr senkrecht auf den oberen, schrägen Rand des Zipfels aus — und zwar verlaufen die kräftigsten von ihnen in der Nähe des Innenrandes des Zipfels —, nur wenige und schwache verlaufen nach der mehr oder weniger stark abgerundeten inneren oberen Ecke des Zipfels. Die Nerven springen an der Unterseite der Platte recht stark vor; sie heben sich hier, vorzüglich unten, von den zwischen ihnen liegenden weißgefärbten Partien durch ihre graugrüne oder gelblichgrüne Färbung ab.

[4]) Je trockner die Luft und je stärker die Beleuchtung und Besonnung der Blüten ist, desto früher tritt im allgemeinen das Welken der Kronblattplatten ein. Doch weichen die gleichaltrigen Blüten derselben Stelle, ja häufig auch die desselben Individuums hinsichtlich des Zeitpunktes des Beginnes des Welkens der Platten und der Größe der Einrollung der Zipfel derselben zum Teil nicht unbedeutend voneinander ab. Die Platten mancher Blüten welken an unbeschatteten trockenen Stellen selbst bei dem heitersten Wetter erst spät und nur wenig, und ihre Zipfel rollen sich nur unbedeutend ein. (Vergl. hierzu auch Gärtner, a. a. O., S. 36 u. f.) Bei trübem Wetter erfolgt die Einrollung der Zipfel später als bei heiterem Wetter; bei stärkerer Bewölkung und bei Regen unterbleibt sie in sehr vielen Fällen vollständig. Auch im tiefen Schatten unterbleibt sehr häufig die Einrollung; in weniger tiefem Schatten ist sie meist unbedeutender als an unbeschatteten Stellen.

[5]) Die Einrollung der Zipfel, bei welcher sich diese etwas verkürzen, wird zweifellos durch die Einrollung der Nerven verursacht. Da die meisten Nerven nach dem oberen, schrägen Rande des Zipfels hin laufen, so rollt

Die epipetalen Staubgefäße, welche am Morgen des ersten Blühtages ebenfalls im unteren Teile s-förmig, und zwar meist etwas stärker als die episepalen Staubgefäße, gekrümmt, im oberen Teile gerade, senkrecht auf dem oberen Rande der Kupula stehen[1], beginnen in der Regel bald nach den episepalen Staubgefäßen in absteigender Folge schneller als bisher zu wachsen[2]. Während ihres beschleunigten Wachstums, früher, oder später, werden sie in absteigender Folge negativ geotropisch reizbar[3], und darauf tordieren die meisten von ihnen. Hinsichtlich ihrer geotropischen Bewegung und ihrer Torsion gleichen sie vollständig den episepalen Staubgefäßen. In sehr vielen Blüten bewegen sie sich recht bald nach den episepalen Staubgefäßen — noch am ersten Blühtage — aufwärts. Sie legen sich wie die episepalen Staubgefäße an die obere Wand der Kronröhre an, und zwar meist so, daß ihre Antheren hinter denen der episepalen Staubgefäße liegen. Im August und September öffnen sich jedoch die Pollensäcke der epipetalen Antheren auch in diesen Blüten meist erst am zweiten Blühtage. Im Juli dagegen öffnen sich in zahlreichen dieser Blüten[4] am ersten Blühtage nach den episepalen Antheren auch einige — meist nur eine bis drei — oder, doch nur selten, sogar alle epipetale Antheren; der Rest der epipetalen Antheren dieser Blüten öffnet sich am nächsten Tage. In den übrigen Blüten finden die geotropische Aufwärtsbewegung und die Torsion der epipetalen Staubgefäße sowie die Öffnung der Pollensäcke ihrer Antheren erst am Vormittage des zweiten Blühtages statt. In ihrem Verhalten nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke gleichen die epipetalen Antheren vollständig den episepalen.

Am Nachmittage des zweiten Blühtages nach 4 Uhr beginnen die Kronblattplatten wieder turgeszent zu werden, sich aufzurollen und auszubreiten. Um 6 bis 8 Uhr[5] — im Juli und August — sind sie wieder vollständig ausgebreitet. Sie besitzen jetzt entweder dieselbe Stellung wie am Abend des

sich der Zipfel hauptsächlich von hier aus ein. Die Längsachse der auf diese Weise entstehenden Rolle steht senkrecht zur Richtung der Nerven. Da auch nach der abgerundeten inneren oberen Ecke des Zipfels hin einzelne Nerven laufen, so rollt sich der Zipfel auch von dieser her, und zwar je größer die Anzahl der nach der Ecke verlaufenden Nerven ist, desto mehr, ein. Die Aufrichtung der Platten ist offenbar eine Folge einer Einkrümmung des Mittelnerven und der unteren Partien der Hauptseitennerven derselben.

[1]) Erst einen oder zwei Tage vorher pflegen sie sich zu krümmen, bis dahin aber ganz gerade zu sein.

[2]) Hierbei werden ihre Längenunterschiede, die bisher nur sehr unbedeutend waren, bedeutender. Die Länge nimmt in derselben Weise wie bei den episepalen Staubgefäßen in absteigender Folge ab.

[3]) Auch bei den epipetalen Staubgefäßen pflegt vor dem Beginne der geotropischen Reizbarkeit die bisherige Krümmung stärker zu werden.

[4]) An manchen Julitagen sind solche Blüten in überwiegender Mehrzahl vorhanden.

[5]) Selten erst später. Auch die Ausbreitung der Krone erfolgt nicht bei allen gleichalten Blüten derselben Stelle und häufig auch nicht bei allen gleichalten Blüten desselben Individuums gleichzeitig.

ersten Blühtages oder sie sind weiter zurückgeneigt[1]). Um diese Zeit ist die Blüte, welche sich während des Vormittags gewöhnlich soweit senkt, daß sich gegen Mittag die Längsachse ihres Kelches in ungefähr horizontaler Lage befindet, mehr oder weniger schräg aufgerichtet. Ungefähr zu derselben Zeit wie am ersten Blühtage beginnen die Blüten auch am zweiten Blühtage zu duften und Honig abzusondern. Duft und Honigabsonderung pflegen wiederum mehrere Stunden in gleicher Stärke anzuhalten, dann abzunehmen und am Morgen ganz oder fast ganz zu schwinden.

Am Vormittage des dritten Blühtages erschlaffen die Kronblattplatten von neuem. Ihre Zipfel rollen sich wieder ein, doch meist später und weniger weit als am zweiten Blühtage und häufig recht unregelmäßig. Die Staubgefäße haben sich nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke noch verlängert; es überragen jetzt die episepalen und die längsten der epipetalen Staubgefäße, welche letzteren meist länger als die kürzesten episepalen oder das kürzeste episepale sind, seltener alle Staubgefäße den oberen Rand der Krönchen.

Wie die männliche Blüte von *Melandryum rubrum*, so gliedert sich auch die von *M. album* im Laufe des dritten, seltener erst des vierten Blühtages von ihrem Stiele ab.

Bei heiterer, warmer Witterung gleicht die Entwickelung der Krone der weiblichen Blüte bis zur Ausbreitung der Kronblattplatten ganz der im vorstehenden beschriebenen Entwickelung der Krone der männlichen Blüte. Die Ausbreitung der Platten[2]) der weiblichen Krone erfolgt aber vielfach etwas früher am Nachmittage als die der Platten der männlichen Krone. Die Platten der weiblichen Krone bewegen sich meist ungefähr ebenso weit nach außen wie die der männlichen Krone. Die weibliche Blüte, deren sehr kurzer Kupulaträger[3]) gerade ist, ist am Abend meist etwas steiler aufgerichtet als die männliche Blüte. Wie in letzterer, so befindet sich auch in der weiblichen Blüte meist ein Kelchblatt oben in der Vertikalebene.

Bei der Mehrzahl der weiblichen Blüten von *Melandryum album* strecken sich wie bei der Mehrzahl der von *M. rubrum* die — fünf — Griffel schon einige Zeit, bevor sich die Krone ausbreitet, etwas aus der Knospe hervor[4]). Die Griffelenden bleiben wie bei letzterer Art eine zeitlang unbedeckt. Dann werden die Griffel wie bei dieser Art wieder ganz von der Krone umschlossen, da diese schneller wächst als sie, und sie werden erst

[1]) Nachdem die Kronblattplatten wieder turgeszent geworden sind, wachsen sie mehr oder weniger.

[2]) Die Kronblattplatten der weiblichen Blüten besitzen dieselbe Gestalt und Färbung wie die der männlichen Blüten, nur ist der Seitenzahn an ihnen häufiger vorhanden als an den Platten der männlichen Blüten.

[3]) Die Kupula und ihr Träger besitzen zusammen meist eine Länge von ungefähr $1^1/_2$—$1^3/_4$ mm.

[4]) Auch bei dieser Art wurde dies bereits von Gärtner (a. a. O. S. 19) beobachtet.

wieder frei, wenn sich die Krone ausbreitet. Die Griffel der übrigen weiblichen Blüten von *Melandryum album* sind bis zur Ausbreitung der Krone in die Blüte eingeschlossen. Zur Zeit der Ausbreitung der Krone besitzen die Griffel[1]) der weiblichen Blüten von *Melandryum album* nicht in allen Fällen dieselbe Größe. Während sie in vielen Blüten die Insertionsstellen der Krönchen 5 mm weit oder noch weiter überragen, ragen sie in manchen anderen Blüten nicht einmal bis zu diesen; in den übrigen Blüten besitzen sie eine mittlere Länge. Wie in der Größe so weichen die Griffel zu dieser Zeit auch in ihrer Ausbildung zum Teil recht bedeutend voneinander ab. Auch am Ende ihrer Entwickelung besitzen sie nicht in allen Blüten dieselbe Größe und Ausbildung. Bei vielen Blüten ragen sie zu dieser Zeit 1/2 bis zweimal steil spiralig nach links gekrümmt gerade oder etwas nach außen geneigt und etwas nach innen konvex, zum Teil recht weit, aus der Kronröhre hervor. Bei anderen Blüten liegen zu dieser Zeit die die Krönchenbasen überragenden — häufig recht kurzen — Partien der Griffel nach oben konvex gekrümmt mehr oder weniger fest auf den Krönchen[2]) und den Platten oder — wenn ihre Konvexität bedeutend ist — nur auf den letzteren. Bei dem Reste der Blüten liegen diese Partien der Griffel ebenfalls auf den Krönchen und den Platten, sie sind aber, und zwar meist von unten ab, 1/2 bis zweimal steiler oder flacher, enger oder weiter — die Windungen werden in der Regel nach oben hin flacher — nach links spiralig gekrümmt[3]). Die spiralig gewundenen Griffel haben sich in der Regel so stark tordiert, daß ihr Papillenstreif an der konvexen Flanke liegt. Diejenigen Griffel, welche zur Zeit der Ausbreitung der Krone weit aus der Kronröhre hervorragen, besitzen zu dieser Zeit meist schon konzeptionsfähige Narben[4]); die Narben der übrigen Blüten werden erst einige Zeit nach der Ausbreitung der Krone konzeptionsfähig.

Die weiblichen Blüten beginnen gleichzeitig mit den männlichen Blüten derselben Örtlichkeit zu duften und Honig abzusondern. Der Honig wird in ihnen an der graugrünen oder gelblichgraugrünen, fettig glänzenden Innenseite[5]) der Wand der schüsselförmigen, auf ihrem oberen Rande die Staubgefäßreste[6])

[1]) Die Griffel sind ähnlich wie die von *Melandryum rubrum* gebaut. Sie sind unten meist graugrün, oben in der Regel grauweiß oder grüngelblich-grauweiß gefärbt.

[2]) Die — oft sehr kurzen — Krönchenzipfel sind entweder unregelmäßig gezackt oder mehrfach bis zur Basis oder fast bis zur Basis eingeschnitten. Manchmal fehlen die Krönchen fast vollständig.

[3]) Nicht selten sind in diesen Blüten mehrere Griffel miteinander verschlungen.

[4]) Wann ihre Narben konzeptionsfähig werden, habe ich leider nicht feststellen können (vergl. hierzu Gärtner, a. a. O.).

[5]) Vergl. hierzu S. 311, Anm. 2.

[6]) Es sind entweder Reste der episepalen und der epipetalen Staubgefäße oder nur solche der ersteren oder der letzteren vorhanden. Nur selten fehlen Reste aller Staubgefäße. Die Reste der epipetalen Staubgefäße stehen entweder hinter den Basen der Kronblattnägel auf dem Rande der

tragenden Kupula[1]), in welch letztere die Basis des Fruchtknotens eingesenkt ist, abgesondert. Der Honig steigt zwischen der Oberfläche der Fruchtknotenbasis und der dieser meist fest anliegenden Kupulawand in die Höhe und tritt am oberen Rande der Kupula hervor. Er sammelt sich zunächst auf der Oberfläche des Fruchtknotens an dem auf der Innenseite meist mit gegen jene gerichteten, kurzen, krausen, grauen Haaren besetzten Kupularande sowie zwischen und unter den unteren Partien der Kronblattnägel an. Dann fließt er an der Außenseite der Kupula in den zehn Furchen[2]), welche von den Lücken zwischen den Insertionsstellen der Staubgefäßreste her an ihr hinablaufen, bis zu ihrem sehr kurzen Träger hinab, auf welchem und um dessen Insertionsstelle herum er sich ansammelt. Da die Nagelröhre der weiblichen Blüte im wesentlichen den gleichen Bau besitzt[3]) wie die der männlichen Blüte[4]), so kann der an der Kupula und an dem Kupulaträger der weiblichen Blüte sowie um ihn befind-

Kupula oder sie sind, oft eine recht bedeutende Strecke weit, an den Nägeln in die Höhe gerückt. Die Reste der episepalen Staubgefäße stehen entweder an der tiefsten Stelle der Ausbuchtungen des oberen Kupularandes zwischen den Insertionsstellen der Kronblätter oder sie sind etwas an der Außenseite der Kupula hinabgerückt. Die Staubgefäßreste bestehen entweder aus einem winzigen, häufig mit einigen Haaren besetzten Filamentreste und einem ebenfalls winzigen, sehr verschieden gestalteten Antherenreste, oder sie — vorzüglich die Reste der episepalen Staubgefäße — stellen winzige, nicht in Filament und Anthere gegliederte, meist konische Höcker des oberen Kupularandes dar. Wenn Staubgefäßreste fehlen, so sind häufig an ihrer Stelle kleine Gruben auf dem oberen Kupularande oder dicht darunter an der Außenseite der Kupula vorhanden.

[1]) Die Kupula besitzt am oberen Rande — einschl. ihrer Wand — einen Durchmesser von $3^1/_2$—$4^1/_2$ mm.

[2]) Sowohl die Breite als auch die Tiefe dieser Furchen ist nicht in allen Blüten gleich. Aus dem oberen Teile der breiteren Furchen erhebt sich vielfach eine mehr oder weniger stark gewölbte Gewebepartie, die dem honigabsondernden Gewebe, mit welchem die Kupula ausgekleidet ist, sehr ähnlich ist und vielleicht wie dieses Honig absondert. Unterhalb jedes episepalen Staubgefäßrestes befindet sich an der Außenseite der Kupula eine mehr oder weniger stark vorspringende, im Umrisse ungefähr viereckige Gewebepartie, die an ihrer Basis zwei längliche Gruben, je eine dicht neben jeder der beiden Furchen, welche die Gewebepartie seitlich einschließen, trägt. Auch diese Gruben sondern vielleicht Honig ab.

[3]) Die Nagelröhre der weiblichen Blüte verengt sich nach ihrer Mündung hin recht bedeutend.

[4]) In den weiblichen Blüten sind die Kronblätter meist weniger fest miteinander verbunden als in den männlichen Blüten. Der Nagelfortsatz der gedeckten Seite des Kronblattes greift in ihnen meist — doch durchaus nicht immer — nicht so fest wie — in der Regel — in den männlichen Blüten oder überhaupt nicht um den angrenzenden — oft sehr winzigen, manchmal nur angedeuteten — Krönchenzipfel des Nachbarkronblattes; und nicht selten ist außerdem der Nagelfortsatz der deckenden Seite des Kronblattes nur — oft sehr — schwach in die Nische der gedeckten Seite des Nachbarkronblattes eingedrückt. (Bei einer auf angesäeten Grasplätzen sowie an angesäeten Bahn- und Wegböschungen bei Halle a. S. vielfach vorkommenden kleinblütigen Form von *Melandryum album* mit derbwandigem Kelche sind die Nagelfortsätze der deckenden Seiten der Kronblätter stets nur schwach, sehr häufig fast garnicht in die Nischen der Nachbarkronblätter eingedrückt. In den männlichen Blüten dieser Form pflegen die Kronblätter in der vorhin geschilderten Weise fest miteinander verbunden

liche Honig ebenso bequem von langrüßligen Insekten[1]) erreicht werden wie der in der männlichen Blüte an diesen Teilen haftende.

Hinsichtlich der Dauer des Duftens und der Honigabsonderung gleichen die weiblichen Blüten den männlichen. Auch hinsichtlich des Welkens der Kronblattplatten und des Einrollens der Zipfel derselben gleichen sie diesen im allgemeinen[2]). Wie diese senken sie sich im Laufe des Vormittags etwas, doch meist nicht soweit, daß ihre Längsachse eine horizontale Lage erhält; im Laufe des Nachmittags heben sie sich wieder.

*Melandryum album* ist ebenso wie *M. rubrum* vollständig auf Bestäubung durch Insekten angewiesen. Wie schon gesagt wurde, sind seine hauptsächlichen Bestäuber langrüßlige Abendfalter, und zwar langrüßlige Noktuiden und Sphingiden. Nur diese sind ohne ganz oder mit einem größeren Teile ihres Körpers in die Kronröhre einzudringen imstande, den im Grunde der Kronröhre oder unterhalb dieser befindlichen Honig zu erreichen. Von diesen Insekten werden die Blüten im Juli und August vorzüglich zwischen 8 und 11 Uhr abends, während welcher Zeit sie am stärksten duften und am reichlichsten Honig absondern sowie durch die leuchtend weiße Innenseite ihrer Kronen, die in sehr vielen Fällen einen Durchmesser von mehr als 30 mm erreichen, sehr in die Augen fallen, besucht. Diese Besucher müssen, um zum Honig zu gelangen, ihren Rüssel in die Kronröhre einführen[1]). Sie behaften sich beim Besuche der männlichen Blüten ihren Rüssel und vielfach wohl auch ihren Kopf mit dem im vorderen Teile der Kronröhre — teils an den Staubgefäßen, teils an der Kronröhrenwand — befindlichen Pollen. Beim Besuche der weiblichen Blüten berühren sie wohl stets mit den genannten Körperteilen die Griffel, die vielfach den Kronröhreneingang fast vollständig versperren. Sie bestäuben somit, falls sie sich vorher mit Pollen behaftet haben, wohl stets

zu sein.) In den weiblichen Blüten ist aber auch eine so feste Verbindung der Kronblätter wie in den männlichen Blüten nicht nötig, da den weiblichen Blüten die gegen die Kronblätter andrängenden Staubgefäße fehlen, und außerdem bei ihnen die festen, meist 6—9 mm langen Zähne des weitbauchigen, meist ungefähr konischen, 16—30 mm langen, an der weitesten Stelle 11—16 mm weiten, nicht wie bei den männlichen Blüten weichwandigen, sondern durch zahlreiche, meist recht kräftige Nerven sehr derbwandigen Kelches eine weite Strecke dicht und fest an den Kronblättern — deren Nägel den Kelch entweder mehr oder weniger weit überragen oder so kurz sind, daß die entsprechend gekrümmten Enden der Kelchzähne unten an den Platten liegen — anliegen. Die — wie gesagt wurde meist nur wenig feste — Verbindung der Kronblätter untereinander und der kräftige Druck der Kelchzähne gegen sie reichen aus, um sie dauernd in ihrer ursprünglichen Lage zu erhalten, in der ihre Nägel und Krönchen eine Röhre bilden, in welche die Besucher ihren Rüssel einführen müssen, um zum Honig zu gelangen, wobei sie die vor dem Eingange der Röhre befindlichen Narben berühren müssen.

[1]) Diese Insekten können mit ihrem Rüssel weder in die weibliche noch in die männliche Blüte zwischen dem Kelche und den Kronblättern hindurch eindringen.

[2]) Vergl. hierzu auch Gärtner a. a. O., S. 25 u. f.

die Griffel der von ihnen besuchten weiblichen Blüten. Außer durch langrüßlige Abendfalter werden die Blüten von *Melandryum album* hin und wieder, und zwar vorzüglich gegen Abend, wenn ihre Kronen ausgebreitet sind, durch kleine Bienen, Schwebfliegen und Käfer bestäubt. Diese Insekten sammeln oder verzehren den Pollen der männlichen Blüten, behaften hierbei ihren Körper mit Pollen und fliegen darauf vielfach auch nach weiblichen Blüten, welche sie zwar meist sehr schnell wieder verlassen, deren Griffel aber wenigstens die größeren von ihnen wohl regelmäßig berühren und dabei bestäuben.[1]) Die Blasenfüße, welche sich häufig in großer Anzahl in den Blüten von *Melandryum album* und *M. rubrum* aufhalten, bestäuben wohl nur selten einmal deren Narben.[2])

### 3. *Melandryum noctiflorum.*

Diese Art wurde von mir während der Monate Juli, August und September auf Äckern bei Cröllwitz und Diemitz unweit Halle untersucht.

Wie bereits eingangs gesagt wurde, sind die meisten Blüten von *Melandryum noctiflorum* nicht wie die Blüten von *M. rubrum* und *M. album* eingeschlechtig, sondern zweigeschlechtig.[3])

Bei heiterer, warmer Witterung streckt sich die zu dieser Zeit gerollte Krone der zweigeschlechtigen Blüte am Vormittage des ersten Blühtages aus dem Kelche hervor. Gegen Mittag pflegt sie ganz aus ihm hervorgetreten zu sein. Sie hat sich zu dieser Zeit häufig schon recht weit aufgerollt. Ihre Aufrollung schreitet dann aber recht langsam fort, erst zwischen 6 und 8 Uhr — im August und in der ersten Hälfte des September —[4]) pflegen sich ihre Platten nach außen zu bewegen.[5]) Diese gehen gewöhnlich so weit, daß sie einen flachen Trichter bilden oder senkrecht zur Längsachse der Blüte stehen. Die fünf Platten[6])

---

[1]) Betreffs der anderwärts beobachteten Bestäuber vergl. Knuth, a. a. O. S. 175.

[2]) *Bombus terrestris* beißt hin und wieder den Kelch am Grunde an, steckt durch das hierdurch entstehende Loch seinen Rüssel und gelangt auf diese Weise in den Besitz des Honigs. Daß sich Hummeln auf diese Weise in den Besitz des Honigs setzen, wurde schon von Chr. K. Sprengel (Das entdeckte Geheimniß der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen (1793) S. 259) beobachtet.

[3]) Außer den zweigeschlechtigen Blüten kommen bei *M. noctiflorum* auch weibliche Blüten mit großen, in Filament und Anthere gegliederten Staubgefäßresten, und zwar meist auf besonderen Individuen, vor. Ihre Krone ist in der Regel — oft bedeutend — kleiner als die der kleineren zweigeschlechtigen Blüten der Art.

[4]) In späterer Jahreszeit und bei trübem Wetter findet die Ausbreitung der Krone — oft viel — früher statt.

[5]) Nach Kerner (a. a. O. S. 192—193) öffnet sich die Knospe von *Melandryum noctiflorum* (wo und in welcher Jahreszeit?) zwischen 7 und 8 Uhr — nach S. 365 um 7 Uhr „nach Sonnenuntergang" — abends.

[6]) Die Innenseite der keilförmigen, meist ungefähr bis zur Mitte in zwei linealische oder keilförmige oder spatelförmige Zipfel zerteilten Platte ist meist weiß und besitzt einen schwachen rosa oder lila Schimmer; seltener ist sie kräftiger rosa oder lila gefärbt. Die Außenseite ist in der Regel

der Blüte sind gleich groß, gleichmäßig um die Längsachse der Blüte verteilt und gleichmäßig gegen diese geneigt. Die fünf Kronblattnägel sind ebenfalls gleich groß und gleichmäßig gegen die Längsachse der Blüte geneigt.[1]) Die Längsachse der Blüte ist zu dieser Zeit schräg aufwärts gerichtet. In den meisten Fällen befindet sich ein Kelchblatt oben in der Vertikalebene.[2])

Im September beginnen am Morgen des ersten Blühtages die episepalen Staubgefäße, welche zu dieser Zeit ähnlich gekrümmt sind wie die episepalen Staubgefäße der beiden behandelten *Melandryum*-Arten während des gleichen Abschnittes ihrer Entwickelung und senkrecht auf dem Rande der Kupula stehen, schneller als bisher zu wachsen. Meist schon bald nach dem Beginne ihres beschleunigten Wachstums werden sie negativ geotropisch reizbar. Sie krümmen sich infolge hiervon, während ihre bisherige Krümmung schwindet, in derselben Weise wie die episepalen Staubgefäße der beiden Gattungsgenossen, bewegen sich hierbei wie diese aufwärts und legen sich wie diese fast ihrer ganzen Länge nach an die obere Wand der aus den Nägeln und den Krönchen gebildeten Kronröhre an.[3]) Da ihre Längenunterschiede, welche im Beginne ihres beschleunigten Wachstums unbedeutend waren, in dessen Verlaufe bedeutender geworden sind — die Länge nimmt in derselben Weise wie bei den beiden behandelten Arten in absteigender Folge ab —, so decken sich die auf derselben Seite der Vertikalebene und die in letzterer befindlichen Antheren nicht, sondern liegen hintereinander. Während ihrer geotropischen Aufwärtsbewegung — entweder früher, oder später — tordieren die meisten episepalen Staubgefäße, und zwar in derselben Weise wie die der beiden vorhin behandelten Arten. Es wenden also im Beginne der

---

weißlichgelbgrün oder mit Ausnahme der gelblichgrünen Nerven und oft auch der ebenso gefärbten Basis weißlichgelb und besitzt häufig ganz oder nur im oberen Teile einen lila oder rosa Schimmer: seltener ist auch sie kräftiger lila oder rosa oder sogar hellbraun gefärbt.

[1]) Vergl. S. 289, Anm. 2.

[2]) Vergl. S. 289, Anm. 3 u. 5.

[3]) Die Staubgefäße drängen recht kräftig gegen die obere Wand der Kronröhre an. Wenn man am Abend des ersten Blühtages das Perianth abträgt, so krümmen sich die episepalen Staubgefäße meist so stark, daß ihre Antheren den Blütenstiel berühren. Am zweiten Blühtage krümmen sich diese Staubgefäße vielfach noch stärker. Die Staubgefäße würden wohl imstande sein, die Kronblätter, welche in ähnlicher Weise wie die der beiden anderen *Melandryum*-Arten, aber meist recht wenig fest — manchmal jedoch sehr fest — miteinander verbunden sind, auseinander zu drängen und zwischen ihnen hindurchzutreten, wenn nicht die festen, bis 12 mm langen Zähne des länglich-ellipsoidischen, unten gestutzten, meist 20—28 mm langen, starkrippigen, derbwandigen Kelches weit — ihre Enden stehen sehr häufig etwas ab — und fest an den Kronblättern, deren Nägel sie in sehr vielen Fällen etwas überragen, anlägen, diese kräftig zusammendrängten und hierdurch unverrückbar in ihrer ursprünglichen Lage, in welcher sich die Nägel — mit Ausnahme ihrer unteren Partien — und meist auch die Krönchen seitlich decken, erhielten.

Öffnung der Pollensäcke die meisten episepalen Antheren[1]) ihre — ursprüngliche — Innenseite abwärts.[2]) Schon zwischen 1 und 2 Uhr nachmittags pflegen die Pollensäcke der ersten episepalen Antheren aufzuspringen; zur Zeit der Ausbreitung der Krone sind die Pollensäcke sämtlicher episepaler Antheren aufgesprungen. Die episepalen Antheren liegen zu dieser Zeit an den Krönchen oder überragen deren oberen Rand etwas. Nach dem Aufspringen der Pollensäcke bewegen sich die Wandungen der inneren Säcke soweit gegeneinander, daß sie sich berühren. Die Wandungen der äußeren Säcke bewegen sich nur soweit, daß sie beide zusammen eine schwach nach außen gewölbte, durch die aneinanderliegenden Wandungen der inneren Säcke halbierte, im Umrisse ungefähr elliptische Mulde bilden. Da sich die Antheren, vorzüglich die aneinanderliegenden Wandungen der inneren Pollensäcke, schnell bedeutend kontrahieren, so tritt der Pollen der beiden Antherenhälften ganz oder fast ganz zu einer einzigen, die von den Wandungen der äußeren Pollensäcke gebildete Mulde bedeckenden, meist nach der unteren Wand der Kronröhre hin gerichteten — grauweißen — Masse zusammen.[3]) Durch Kollabieren des Schaltstückes erhält die Anthere einen hohen Grad von Beweglichkeit. Sie verläßt aber spontan ihre bisherige Stellung erst dann, wenn das Schaltstück vertrocknet und sich hierbei kontrahiert. Zu dieser Zeit pflegt nur noch recht wenig Pollen an den Antheren zu haften: denn dieser ist wenig kohärent, fällt deshalb recht bald von den Antheren ab und bedeckt dann den vorderen Teil der Innenseite der Kronröhrenwand mehr oder weniger dicht.

Die epipetalen Staubgefäße beginnen in der Regel bald nach den episepalen Staubgefäßen schneller als bisher zu wachsen.[4]) Sie verhalten sich darauf ganz so wie die episepalen Staubgefäße.

---

[1]) Die Antheren besitzen einen ungefähr rechteckigen Umriß, sind meist ungefähr 1⁴/₅ mm lang und ⁴/₅ mm breit und hellgraugrün gefärbt. Im übrigen gleichen sie ungefähr den Antheren der beiden anderen *Melandryum*-Arten.

[2]) Hin und wieder werden jedoch sowohl die episepalen als auch die epipetalen Staubgefäße entweder teilweise oder — selten — sämtlich durch das Gynäceum gehindert, sich vollständig aufwärts zu bewegen und normal zu tordieren.

[3]) Bei *Melandryum noctiflorum* hat die Torsion der Staubgefäße große Bedeutung für das Zustandekommen der Bestäubung. Wenn die Staubgefäße nicht tordierten, so würde ein Teil ihrer Antheren die pollenbedeckte Seite nach oben wenden. Es würde infolge davon deren Pollen weder auf die Kronröhrenwandungen fallen noch durch die besuchenden Insekten abgestreift werden können. Bei den beiden anderen *Melandryum*-Arten hat die Torsion viel weniger Bedeutung. Dagegen hat bei allen drei Arten die geotropische Aufwärtsbewegung der Staubgefäße große Bedeutung für das Zustandekommen der Bestäubung, da die Staubgefäße, wenn sie sich nicht aufwärts bewegten und nicht fest an die obere Wand der Kronröhre anlegten, den Eingang in die Kronröhre wohl derartig versperren würden, daß es den Besuchern häufig sehr schwer oder sogar unmöglich sein würde, ihren Rüssel in die Kronröhre einzuführen und zum Honig zu gelangen.

[4]) Die epipetalen Staubgefäße der Blüte sind im Beginne ihres beschleunigten Wachstums fast ganz gleich lang. Sie sind zu dieser Zeit ebenso gekrümmt wie die episepalen Staubgefäße in demselben Entwickelungsstadium.

Da sie — oft bedeutend — kürzer als diese sind, so legen sich ihre Antheren hinter deren Antheren an die obere Wand der Kronröhre an.[1] In einem großen Teile der Blüten führen die epipetalen Staubgefäße ihre Aufwärtsbewegung und Torsion schon am ersten Blühtage aus. Die Pollensäcke ihrer Antheren pflegen sich im September jedoch erst am folgenden Tage zu öffnen. In diesem Monate führen die epipetalen Staubgefäße auch ihre Aufwärtsbewegung und ihre Torsion vielfach erst am zweiten Blühtage aus oder beendigen sie doch erst an diesem. Im August dagegen öffnen sich in zahlreichen Blüten schon am ersten Blühtage die Pollensäcke einer oder mehrerer oder sogar aller epipetaler Antheren.[2] Im Juli scheint dies in der Mehrzahl der Blüten der Fall zu sein. Die epipetalen Antheren verhalten sich nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke genau so wie die episepalen.

Die — meist drei[3] — Griffel,[4] welche zur Zeit der Ausbreitung der Krone gewöhnlich etwas spiralig umeinander gewunden sind und meist noch nicht bis zur Basis der Krönchen reichen, rollen sich nach dem Aufblühen auf, verlängern sich langsamer oder schneller, und zwar an ihrer Innenseite etwas stärker als an ihrer Außenseite[5], und krümmen sich gleichzeitig 1/2 bis zweimal nach links steil spiralig. Am Nachmittage des zweiten Blühtages oder bereits am Vormittage dieses Tages, hin und wieder vielleicht sogar schon am Abend des ersten Blühtages,[6] wenn die Griffel meist sämtlich oder teilweise[7] den oberen Rand der Krönchen etwas — bis 2 mm — überragen[8], sind ihre Narben konzeptionsfähig.[9] Da die Narben, welche infolge schwacher Torsion der Griffel meist an deren konvexer Flanke liegen, die pollenbedeckten Seiten der Antheren und die pollenbedeckten Partien der Kronröhrenwand berühren, und da außerdem direkt von den Antheren Pollen auf sie hinabfällt, so

[1]) Vergl. S. 315. Anm. 2.

[2]) Kerner scheint (a. a. O. S. 365) nur solche Blüten von *Melandryum noctiflorum* beobachtet zu haben, in denen sich am ersten Blühtage die Antheren aller Staubgefäße geöffnet hatten.

[3]) *Melandryum noctiflorum* besitzt im Gegensatze zu den beiden anderen behandelten *Melandryum*-Arten meist nur drei Griffel.

[4]) Der Griffel, welcher sich nach seiner Spitze hin verjüngt, besitzt unten einen elliptischen, oben einen ungefähr kreisrunden Querschnitt. Er trägt an der Innenseite von der Basis ab Narbenpapillen. Diese bedecken unten nur die Mitte der Innenseite, im oberen Teile auch die Flanken und die äußerste Spitze ringsherum. Der Griffel ist unten grünlichweißgrau, oben weißgrau gefärbt.

[5]) Wenn man am zweiten Blühtage das Perianth der Blüte abträgt, so spreizen sich die Griffel etwas nach außen.

[6]) Kerner scheint (a. a. O.) nur solche Blüten beobachtet zu haben, deren Narben bereits zur Zeit des Aufblühens konzeptionsfähig und bestäubt waren. Auch Gärtner (a. a. O. S. 46) hat vielleicht nur solche Blüten beobachtet.

[7]) Die drei Griffel der Blüte besitzen häufig recht ungleiche Länge.

[8]) Hin und wieder sind sie jedoch zu dieser Zeit wesentlich kürzer.

[9]) Die Narbenpapillen sind sehr häufig bereits zur Zeit des Aufblühens recht lang.

werden sie stets in für die Befruchtung der Eizellen aller Samenanlagen mehr als ausreichendem Maße bestäubt.[1]

Schon einige Zeit vor der Ausbreitung der Krone beginnt die Blüte zu duften[2] und Honig abzusondern. Nach dem Aufblühen nimmt die Stärke des Duftes noch zu. Der Duft hält sich einige Stunden in gleicher Stärke, dann nimmt er wieder ab; gegen Morgen pflegt er zu verschwinden. Auch die Honigabsonderung nimmt nach dem Aufblühen zu, hält sich darauf mehrere Stunden in ungefähr gleicher Stärke und vermindert sich dann wieder bis zum Morgen. Der Honig wird an der graugelblichen, fettig glänzenden Innenseite der Wand der zylindrischen, ungefähr $^1/_2$—$^3/_4$ mm hohen Staubgefäßkupula, in welch letztere die verdünnte Basis des Fruchtknotens eingesenkt ist, abgesondert. Er steigt zwischen der Fruchtknotenoberfläche und der dieser festanliegenden Kupulawand in die Höhe und tritt am oberen Rande der Kupula hervor. Er sammelt sich zunächst auf der Fruchtknotenoberfläche zwischen den Basen der episepalen Staubgefäße und den gemeinsamen Basen[3] der epipetalen Staubgefäße und der Kronblattnägel[4] an und fließt dann zum Teil an der Außenseite der Kupula hinab auf deren wie die Außenseite der Kupula mit Haaren besetzten, graugrünen Träger,[5] an welchem er bis zu dessen Insertionsstelle hinabfließt.[6]

Im Laufe des Vormittags des zweiten Blühtages erschlafft wie bei *Melandryum album* das Gewebe zwischen den Nerven der Kronblattplatten, und darauf rollen sich die Zipfel der Platten, doch häufig nicht weit und oft recht unregelmäßig, ein.[7]

Wenn die Narben erst spät am zweiten Blühtage konzeptionsfähig werden, und wenn außerdem das Wetter nicht sehr warm und nicht sehr heiter ist, so werden gewöhnlich am Abend des zweiten Blühtages die Kronblätter wieder turgeszent und breiten sich wie am ersten Abend aus. Die Blüten duften auch wieder

[1] Der eigene Pollen scheint in allen Fällen wirksam zu sein.

[2] Der Duft ist meist ein reiner, sehr angenehmer und oft auch recht kräftiger Nelkenduft; nur selten ist ihm ein wenig angenehmer aminoider Duft beigemischt.

[3] Die Nägel sind meist 2—3 mm weit mit den epipetalen Filamenten verschmolzen. Die unteren Partien der Filamente sind unbehaart.

[4] An den episepalen Staubgefäßen und an und unter den Nägeln steigt der Honig auf der Fruchtknotenoberfläche oftmals weit in die Höhe.

[5] Dieser besitzt zusammen mit der Kupula, in welche er ohne äußerlich sichtbare Grenze übergeht, meist eine Länge von 2—2$^3/_4$ mm.

[6] Sowohl an der Kupula als auch an ihrem Träger laufen von den Lücken zwischen den Insertionsstellen der episepalen Staubgefäße und den gemeinsamen Insertionsstellen der Nägel und der epipetalen Staubgefäße her — oft sehr undeutliche — Furchen — und zwar von jeder Lücke eine Furche — hinab.

[7] Im Juli und August rollen sich bei trübem Wetter die Zipfel später und unbedeutender ein als bei heiterer Witterung; bei sehr trübem Wetter und bei Regen unterbleibt häufig die Einrollung ganz. Im September unterbleibt die Einrollung in vielen Blüten auch bei recht mäßiger Bewölkung. Im Oktober rollen sich auch bei heiterem Wetter die Platten zahlreicher Blüten nicht mehr ein; diese Blüten duften aber während der helleren Tageszeit meist nicht.

und sondern Honig ab, doch in der Regel weniger als am ersten Abend. Am nächsten Vormittage welken die Platten dieser Blüten von neuem und ihre Plattenzipfel rollen sich wieder ein, doch bei gleicher Witterung in der Regel weniger regelmäßig und später als am Vormittage des zweiten Blühtages. Dann sterben die Kronblätter ab, und darauf trocknen sie mit den ungefähr gleichzeitig absterbenden Staubgefäßen und Griffeln zu einer graubraunen Masse zusammen, um welche sich die Kelchzähne, die schon während des Blühens sehr häufig ein wenig spiralig gekrümmt waren, fest nach links zusammenwinden.

Wenn jedoch die Narben frühzeitig konzeptionsfähig werden, vorzüglich wenn außerdem das Wetter sehr warm und sehr heiter ist, so breiten sich sehr häufig am Abend des zweiten Blühtages die Platten nicht wieder aus.[1]) Die Kronblätter dieser Blüten sterben entweder erst am dritten Tage oder bereits am Nachmittage des zweiten Blühtages ab.

Außer der, wie dargelegt wurde, stets stattfindenden spontanen Selbstbestäubung findet bei *Melandryum noctiflorum* recht häufig auch Bestäubung der Narben durch Insekten statt. Die Blüten werden nämlich — an insektenreichen Stellen — an heiteren, windstillen Abenden recht reichlich von langrüßligen Noktuiden[2]) und Sphingiden besucht, welche sowohl den auf der Oberfläche des Fruchtknotens als auch den an der Kupula und an und um deren Träger befindlichen Honig[3]) leicht erreichen können. Diese Besucher, welche, um zum Honig zu gelangen, ihren Rüssel in die Kronröhre einführen müssen, behaften beim Besuche stets diesen und häufig auch ihren Kopf mit Pollen, und berühren gleichzeitig mit denselben Körperteilen die Narben. Sie führen deswegen bei ihrem Besuche nicht nur — regelmäßig — eine Bestäubung der Narben mit dem zugehörigen Pollen, sondern, wenn sie vorher schon eine oder mehrere andere Blüten dieser Art besucht haben, auch eine Bestäubung der Narben mit dem Pollen anderer Blüten der Art herbei. Außerdem werden die Blüten von *Melandryum noctiflorum* hin und wieder, namentlich gegen Abend, wenn ihre Kronen ausgebreitet sind, von pollensammelnden und pollenfressenden Bienen, Fliegen und Käfern besucht, welche nicht selten Bestäubung der Griffel sowohl mit dem zugehörigen Pollen als auch mit dem Pollen anderer Blüten der Art herbeiführen.

[1]) Vergl. hierzu auch Gärtner, a. a. O. S. 46.

[2]) Vergl. auch Kerner, a. a. O. S. 366.

[3]) Wie bei den beiden vorhin behandelten Arten, so sind auch bei *Melandryum noctiflorum* zwischen den unteren Partien der Nägel fünf Lücken vorhanden, durch welche die Falter ihren Rüssel bequem hindurchführen können.

Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S.

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

## Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin. und Prof. Dr. F. G. Kohl in Marburg.

## Band XVIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

Leipzig
Verlag von Georg Thieme
1905.

# Inhalt.



Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 40 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

# On the Nature of Oxidases.

By

**K. Asō**, Tokyo.

In a former article[1]) I had shown that the liberation of iodine from potassium iodid by certain plantjuices does not go parallel with the blue guaiac reaction, as Bach had supposed and that in one case at least, it was positively shown that the liberation of iodine was due to traces of nitrous acid. That article had induced Chodat and Bach[2]) to some remarks which led me to make some further trials. These show that the view of Chodat and Bach cannot be generally sustained.

In the first place I must adhere to my view that there is no parallelism between the iodine liberation and the guaiac reaction.[3]) In the second place I am convinced contrary to the opinion of Chodat and Bach, that the guaiac reaction upon peroxides is not so sensitive as the liberation of iodine by peroxids.

In order to prove this latter assertion the following observation was made. The common para-aldehyde of commerce has generally an acid reaction and yields with potassiumiodid-starch very soon an intense blue reaction due to the liberation of iodine. I entertained the supposition that this reaction is not caused by the pure para-aldehyde, but by an admixture of an organic peroxid, very probably by the acetylhydroperoxid.[4]) Similar peroxids have been observed as a result of autoxidation of other aldehydes and also the common ether forms after long contact with the air, an organic peroxid, which sometimes even caused explosions in distilling such an old ether to the last drop.

I shook therefore about 20 c. c. of commercial para-aldehyde, with an equal volume of 10 % sodium carbonate solution

---

[1]) Beihefte. Bot. Centr.-Blt. XI. Heft 1. „Which compound in certain plantjuices can liberate iodine from potassium iodid?"

[2]) Berichte d. d. chem. Ges. 1904. Heft 1.

[3]) This view is also entertained by Raudnitz. (Monatschrift für Kinderheilkunde. II. Heft 8.)

[4]) Page, R. H. (Amer. Pat.) mentioned in the Chemiker-Ztg. Benzaldehyde (commercial) produced also the iodine reaction in traces.

and after washing until the alkaline reaction disappeared, a portion of that para-aldehyde was distilled off. There was now observed that the iodine reaction above-mentioned did not take place neither at once nor within 15 minutes, but only an exceedingly weak reaction slowly appeared later on, which however was not intensified by the addition of some acetic acid. The original para-aldehyde, however, gave an intense reaction within a few minutes. This difference was sufficient to prove that it is not the para-aldehyde itself, which causes the iodine reaction, but some impurity, which can only have been the peroxid above-mentioned, to judge from analogy. Now it was interesting to observe that the original para-aldehyde which produced such an intense iodine reaction had no reaction whatever on tincture of guaiacum, not even on addition of some hydrogen peroxid. These mixtures were still colorless even after half an hour. Therefore I can not agree with Bach and Chodat[1]) when they believed „daß die Guajakreaktion auf Peroxyde bei weitem empfindlicher ist als die Jodkalium-Stärke-Reaktion".

Also in regard to nitrites, both reagents were compared as follows: The test was made with 0.01 %, 0,001 %, 0,0005 % and 0,0001 % solution of potassium nitrite with the following result:

| Concentration of Nitrite-solution | Potassium iodid-starch reaction.[2]) | Guaiac. reaction |
|---|---|---|
| 0,01 % | Distinct immediately | Distinct immediately |
| 0,001 % | " | No reaction at once, but very faint blue after 15 minutes |
| 0,0005 % | " | No reaction at once, only trace after ½ hour |
| 0,0001 % | No reaction at once, very faint after 15 minutes. | No reaction at all |

From this table, it is quite clear that the guaiacum reaction is less delicate than the potassium iodid-reaction. Most of plant-juices produce very strong guaiac reaction, but no potassium iodid reaction. Hence the substance which produces the guaiac reaction must be quite different from that which produces po-

1) Ber. D. Chem. Ges. 37. p. 38.

2) Of course, it is necessary to add some acetic acid for this test.

tassium iodid starch reaction that is, the former is caused by oxidase very frequent in plantjuices, and the latter by nitrite which is present in certain plantjuices, as I had positively proved in one case (l. c. page 212).

But if the iodine liberation by certain plantjuices would be due always to traces of nitrite and not to enzyms, how is the fact to be explained that this property is lost in most cases[1]) on heating? The probable answer is here that plantjuices are often slightly acid and contain at the same time small quantities of amido-compounds. Under this condition traces of nitrites must dissapear on warming, while after addition of some alkali, the reaktion will probably be maintained after boiling.

About 15 c. c. of 0,001 % potassium nitrite solution were mixed with an equal volume of 1 % asparagine solution (aqueous) and divided into three equal parts. To one part, I added a drop of dilute acetic acid and to another, a drop of dilute caustic potash free from nitrite while the third served as control. These solutions were heated to boiling for three minutes then about 1 c. c. of potassium iodid-starch solution was added and to the alkaline as well as the control solutions also, some dilute acetic acid to render the reaction slightly acid; the result obtained was:

| Control | Alkaline solution | Acid solution |
|---|---|---|
| Distinctly and immediately | Distinctly and immediately | No reaction at all. |

This test was repeated: 30 c. c. of 0,001 % potassium nitrite solution were mixed with 30 c. c. of 1 % asparagine solution and divided into three parts. To one was added a drop of dilute acetic acid, to the other a drop of dilute caustic potash solution while the third served as control. These solutions were kept boiling for five minutes and tested with potassium iodid-starch as above-mentioned with the following result:

| Control | Alkaline solution | Acid solution |
|---|---|---|
| The reaction appeared, but slower and weaker than in the alkaline liquid | Distinctly and immediately | no reaction at all after several hours. |

[1]) Once, I ground four buds of Sagittaria with 20 c. c. water. The pressed juice which produced strong reaction with guaiac tincture, Griess reagent as well as potassium iodid-starch was divided into two halves and one was boiled for one minute while the other served as control. Both

From the above results, I became convinced that amido-compounds decompose nitrite in a very faint acid solution and it is necessary to make the solution alkaline to preserve the nitrite. Hence I made analogous experiments with plantjuices.

### Experiment with Sagittaria.

18 grams of the buds of Sagittaria were crushed, extracted with 100 c. c. water and divided into three equal parts. To one a few drops of acetic acid, to the other a few drops of caustic potash were added while the third served as control. Each solution was heated to boiling for five minutes and tested as mentioned before:

| | Control | Alkaline solution | Acid solution |
|---|---|---|---|
| Potassiumiodid-starch reaction | Distinct | Distinct | No reaction even after several hours |
| Griess reaction | „ | „ | faint |
| Guaiac reaction | No reaction at all | No reaction at all | No reaction at all. |

Quite similar a test was repeated, but in this case, the solutions were heated to 95 ° C for 10 minutes and filtered after acidification with acetic acid, which had produced some precipitate:

| | Control | Alkaline solution | Acid solution |
|---|---|---|---|
| Potassiumiodid-starch reaction | No reaction at first, but after 10min. appeared gradually | Distinctly at once | No reaction at first, but after 10 min., a reaction appeared although weaker than in the control case |
| Griess reaction | Distinctly | Distinctly | Distincly |
| Guaiac reaction | No reaction at all | No reaction at all | No reaction at all. |

solutions were filtered and the filtrates were tested with the reagents above-mentioned. Hereupon Griess' and iodine reaction appeared very distinctly, though the latter was a little weaker in boiled liquid than in the control: but no blue reaction of guaiac at all appeared. Similar facts were observed repeatedly.

23 grams of the buds of Sagittaria were crushed and extracted with 150 c. c. water. The filtrate was divided into three equal parts. To one, a drop of dilute acetic acid, to the other a drop of dilute caustic potash was added while the third served as control. These solutions were kept at 98 ° C for half an hour and tested with potassiumiodid-starch as above-mentioned after filtering. After a few hours, the following was observed:

| Control | Alkaline solution | Acid solution |
|---|---|---|
| Distinct | Distinct | No reaction. |

**Experiment with Potato.**

20 grams of potato buds (2—5 cm long) which had developed in darkness were crushed in a mortar. The pressed juice was mixed with some concentrated solution of basic lead acetate. To the filtrate therefrom, some sulphanilic acid and sulphuric acid were added and again filtered. The filtrate gave a very faint Griess reaction upon an addition of $\alpha$-naphthylamine hydrochloride, but no iodine reaction[1]. Also the color reactions for oxidizing enzyms were obtained very intensely with the original juice.

In order to separate the substance which produces the guaiac reaction from that which yields the reaction of Griess, the following experiments were made: 10 buds of Sagittaria (about 10 grams) were crushed with 10 c. c. water; the filtrate showed a decided reaction of Griess, but only a very feeble reaction with potassium-iodid-starch. The guaiac reaction was however very strong. This filtered juice was mixed with about three times of its volume of alcohol (90 %) and the precipitate washed with alcohol. The filtrate showed a distinct reaction of Griess, but no reaction for oxidizing enzyms nor a reaction with potassium-iodid-starch[2], while the solution of the precipitate showed very strong reactions for oxidizing enzyms, but no Griess reaction.

In the next experiment, 35 buds of Sagittaria (about 33 grams) were crushed with 50 c. c. water. To 60 c. c. of the pressed juice which yielded a very strong reaction with potassium-iodid-starch, 200 c. c. of strong alkohol (90 %) were added. The mixture was left for twenty four hours and filtered. The filtrate was evaporated on a waterbath and the residue was dissolved in 20 c. c. water and filtered. The filtered liquid gave

[1]) Of course, the iodine reaction is not so delicate as the reaction of Griess.

[2]) Perhaps the quantity of nitrite was too small.

a strong Griess reaction as well as the iodine reaction very decidedly, but not the guaiac reaction while the aqueous solution of the well-washed precipitate gave in the contrary not the Griess reaction nor the iodine reaction, but a strong guaiac reaction. This result proved positively that the substance which gives the guaiac reaction is not the same that liberates iodine from potassium-iodid.

Bach and Chodat[1]) have mentioned that when a freshly cut surface of Sagittaria bulb with paper moistened with potassium-iodid-starch, is touched a bluish violet ring will appear along the peripheral tissue after a short time, further a blue ring with a paper moistened with guaiac tincture, and further with m-phenylendiamine, along the same lines. I have repeated these experiments and made a similar observation. Hence I took off the peripheral part of twenty one bulbs and crushed it with 30 c. c. water. The pressed juice gave a strong guaiac reaction and a moderate Griess reaction, but the iodine reaction only slightly. To 30 c. c. of the juice about 100 c. c. absolute alcohol were added and the alcoholic filtrate was evaporated to dryness. The residue was dissolved in 10 c. c. water and tested with the following result:

| Guaiac reaction | Griess' reaction | Iodine reaction |
|---|---|---|
| No reaction at all | moderately | slightly. |

In the case of a feeble iodine reaction, the addition of a drop of dilute sulphuric acid is preferable to accelerate the reaction.

The aqueous solution of the precipitate produced a very strong guaiac reaction, but no Griess nor iodine reaction. Moreover, I carried out several tests with the juice of skinned bulbs according to Bach and Chodats method, but neither Griess nor iodine reaction was obtained while the guaiac reaction appeared very strong. Also, on application of guaiac tincture on the scratched surface of the freshly cut bulbs the blue color appeared at once, while there was no reaction obtained with potassium-iodid-starch. This result convinced me that the bulb of Sagittaria (excluding the skin) contain common oxidase, but no nitrite.

40 grams of Potato buds (2—5 cm long) were crushed and the juice was pressed out. This juice did neither yield the potassium-iodid-starch reaction nor the Griess reaction, which however appeared very weak after purification. About 5 c. c. of the juice was mixed with some concentrated solution of basic lead acetate and filtered. The filtrate was mixed with sulphuric acid and sulphanilic acid, then with $\alpha$-naphthylamine hydro-

[1]) Berichte der D. Chem. Ges. XXXVII. 1904. Heft 1. p. 39.

chloride. The Griess reaction appeared, but only in traces. The main part of the juice (about 25 c. c.) was mixed with three times of its volume of alcohol (90 %) and filtered. The filtrate showed a very faint Griess reaction, but no reaction for oxidizing enzyms and also with potassium-iodid-starch, while the aqueous solution of the well-washed precipitate gave very strong reactions for oxidizing enzyms, but not the Griess reaction and also no iodine reaction.

## Experiment with Pea.

4 grams of the root of a full grown peaplant were crushed and extracted with 30 c. c. wather. The juice obtained had almost a neutral reaction and gave strong reactions for oxidizing enzyms, but neither liberation of jodine nor the Griess reaction. 20 grams of the green parts[1]) of the pea plants were crushed and extracted with 30 c. c. water, and tested in a similar way as above with the same results. 4 grams of the root-tubercles were now crushed, and the pressed juice of a faint acid reaction gave strong reactions for oxidizing enzyms, but no liberation of iodine nor the diphenylamine reaction. Also Fehlings solution was not reduced. Further 5 grams of the white part of the stem of pea-shoots (5—10 cm. long) were crushed and extracted with 2 c. c. water. After filtering and adding a few drops of concentrated solution of basic lead acetate, the filtrate was mixed with some sulphanilic acid and sulphuric acid and filtered. To the filtrate, a few drops of $\alpha$-naphthylamine hydrochloride were added, whereupon the Griess reaction appeared feebly, but distinctly. Again, 10 grams of the white part of the pea-stem were crushed and the juice was pressed out. The juice produced strong color reactions for oxidizing enzyms and diphenylamine reaction for nitrate, but neither Griess nor potassium-iodid-starch reaction for nitrite. The juice was now treated with a few drops of concentrated solution of basic lead acetate and filtered. To one part of the filtrate, some sulphanilic acid and sulphuric acid were added and again filtered. The filtrate showed here again a distinct Griess reaction upon the addition af $\alpha$-naphthylamine hydrochloride. With 10 grams of the green part of the same shoots, were, after the same treatment, tested in the samer manner. But neither the diphenylamine reaction nor the Griess reaction was here obtained.

16 grams of Sagittaria shoots (of green color) were crushed with 50 c. c. water and filtered. The filtrate showed very strong reactions for several oxidizing enzyms, but a very weak potassium-iodid-starch reaction.[2]) This filtrate was diluted with

---

[1]) In tis case, it is necessary to add much guaiac tincture; otherwise the blue color soon fades out.

[2]) After boliing and filtering, the filtrate showed a weak iodine reaction, but no reaction for oxidizing enzyms.

10 times of its volume of water and tested again. Hereupon very strong color reactions for oxidizing enzyms were still obtained and a faint Griess reaction, but the liberation of iodine was not more observed, what is a further proof that the substance producing the guaiac reaction is not identical with that which produces the jodine reaction.

## Conclusion.

1. The guaiac reaction for peroxids is not so sensitive as the potassium-jodid-starch reaction.

2. The guaiac reaction for nitrites is much weaker than the iodine reaction for nitrites.

3. The reason why certain plantjuices which can liberate iodine loose that property on heating is very probably due to the acidity of the juice and the presence of traces of amido-compounds, which is a very favorable condition for the decomposition of nitrites.

4. It was positively shown that the substance which gives the guaiac reaction is not the same as that which liberates iodine.

5. While the white underground stem of the peaplant gave traces of nitrite reaction, this was never obtained with the green parts of these plants, nor with the root.

/

Arbeiten aus dem Laboratorium für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität Zürich.

# Fegatella conica (L.) Corda.

## Eine morphologisch-physiologische Monographie.

Von

**Eugen Bolleter,**
Zürich.

Mit 16 Abbildungen und Tafel XII u. XIII.

### Einleitung.

Die Lebermoose (*Hepaticae*) haben in den letzten Dezennien das Interesse der Botaniker in hervorragendem Maße in Anspruch genommen. Ihr Formenreichtum ist außerordentlich groß; die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind zum Teil beträchtlicher als diejenigen zwischen den Laub- und Lebermoosen selbst. Die *Hepaticae* stellen ein wichtiges Verbindungsglied dar in der Entwickelung der Pflanzenwelt von den niedern Kryptogamen zu den höhern Pflanzen; gerade darum sind sie von zahlreichen Gelehrten zur Lösung von Fragen herbeigezogen worden, die von allgemeiner Bedeutung sind. Es sei beispielsweise nur an die Wichtigkeit erinnert, welche den Lebermoosen in cytologischer Beziehung zukommt.

Unter den *Hepaticae* sind besonders die *Marchantiaceen* Gegenstand vergleichender Untersuchungen gewesen. Bei großer Einfachheit der äußern Form findet sich eine weitgehende Differenzierung im innern Bau, insbesondere in der Gestaltung der Sexualsprosse. Die bisher am besten bekannte Art, die als Typus der *Marchantiaceen* in allen Lehrbüchern der systematischen Botanik beschrieben wird, ist *Marchantia polymorpha L.*, zugleich wegen ihrer weiten Verbreitung und ihres häufigen Vorkommens eines der für Untersuchungen und Demonstrationszwecke am leichtesten erhältlichen Lebermoose. Kny hat ihr in seinem Werk „Botanische Wandtafeln“ eine Serie von 7 Tafeln gewidmet, welche in lückenloser Folge den Bau und die Entwicklungsgeschichte illustrieren; sie sind begleitet von einem ausführlichen Text, in dem das bis zur Herausgabe des Werkes (1890) Bekannte zusammengefaßt und nach eigenen Untersuchungen vervollständigt ist[1]). Seither ist aber das von Kny entworfene

[1]) Kny, L., Bau und Entwicklung v. *March. polymorpha L.* (Sonderabdruck aus dem Text der VIII. Abt. der „Bot. Wandtafeln“. 1890.)

Bild von *Marchantia polymorpha* durch zahlreiche Forschungen in wesentlichen Punkten ergänzt oder korrigiert worden. Daneben sind auch immer mehr andere *Marchantiaceen* in den Vordergrund des Interesses gerückt[1]). Auffallenderweise ist aber *Fegatella conica* eines der häufigsten Lebermoose, im allgemeinen nur wenig untersucht worden: besonders über die Entwicklung der Sexualsprosse, der Geschlechtsorgane und der Sporgonien klärt uns die bisherige Literatur noch nicht genügend auf. Ich will es daher versuchen, ein möglichst vollständiges Bild des Baues und der Entwickelungsgeschichte dieser *Marchantiacee* zu entwerfen. Es wird so vielleicht möglich sein, der Entscheidung von Fragen näher zu kommen, die bei Berücksichtigung bloß vereinzelter Faktoren weniger leicht, unrichtig oder gar nicht beantwortet werden können. Auch wird sich im Verlaufe der Darstellung zeigen, daß *Fegatella conica* in manchen Beziehungen vom Typus der *Marchantiaceen*, als den wir *Marchantia polymorpha* anzusehen gewohnt sind, abweicht, ohne indessen minder interessante Verhältnisse aufzuweisen.

---

## I. Allgemeines.

*Fegatella conica* (*L.*) Corda[2]) ist ein in der ganzen nördlichen gemäßigten Zone allgemein verbreitetes Lebermoos, das sich aber nur an schattigen und feuchten Stellen ansiedelt. Man findet es an Bachufern, an berieselten Mauern und Felsen, in Höhlen, Schluchten usw. An Bächen trifft man es nur an dem stets beschatteten Ufer; es liebt die steilsten und demnach schattigsten Stellen desselben, wo es oft überschwemmt oder in einen Sprühregen gehüllt wird.

*Fegatella conica* ist durch einen großen, etwas lederartigen, glänzend dunkelgrünen Thallus ausgezeichnet, dessen Ränder ziemlich geradlinig, oft auch leicht gewellt sind. Er ist gabelig geteilt und besitzt eine besonders auf der Unterseite deutlich wahrnehmbare Mittelrippe. Am Ende buchtet sich der Thallus

---

[1]) Vgl. Göbel, Organographie. 1898. p. 236—338, und die daselbst zerstreut sich findenden Literaturangaben.

[2]) Wenn ich in vorliegender Arbeit den Namen *Fegatella conica* beibehalten habe, so geschah es darum, weil diese Bezeichnung den Nichtsystematikern geläufiger sein dürfte als der Name *Conocephalus conicus* (*L.*) Dumort., welcher der Pflanze heute aus Prioritätsgründen von den Systematikern beigelegt wird (vgl. Schiffner, in Engler u. Prantl, die natürl. Pflanzenfamilien. Lieferung 91, pag. 34. Über die Nomenclatur vgl. ferner Nees ab Esenbeck, Naturgesch. der europ. Lebermoose. Bd. IV. p. 181, und Underwood, Distribution of the N. Americ. *Marchantiaceae*. (Bot. Gaz. XX. 1894. p. 67).

Als *Hepatica fontana* oder *Lichen stellatus* war die Pflanze früher offizinell.

zu zwei rundlichen Lappen aus, zwischen denen die Scheitelbucht liegt (Taf. XIII).

Auf der Oberseite erkennt man schon mit bloßem Auge eine deutliche Felderung. Die Felder sind im allgemeinen rechteckig: die schmälern Seiten sind aber oft gebrochen, so daß Fünf- oder Sechsecke entstehen. Ihre Anordnung ist eine streng gesetzmäßige: im medianen Teil des Thallus verlaufen sie zur Längsrichtung desselben parallel; von hier an liegen sie in der Richtung trajektorischer Kurven, und am Rande stehen sie senkrecht zur Randlinie. Ungefähr in der Mitte jedes Feldes findet sich eine kleine, weißliche, kegelförmige Erhöhung mit einer Öffnung an der Spitze: da sie schon mit unbewaffnetem Auge sehr deutlich wahrnehmbar ist, kann *Fegatella* auf den ersten Blick von allen andern *Marchantiaceen*, welche engere Luftkanäle besitzen, leicht unterschieden werden. Die Unterseite läßt von einer Felderung nichts erkennen: die starke Mittelrippe zeigt sich mit kleinen Schuppen und einem weißlichen Wurzelfilz bedeckt, vermittelst dessen der Thallus am Boden festgeheftet ist. Die frische Pflanze riecht terpentinartig und hat einen eigentümlichen, etwas bittern Geschmack.

*Fegatella* ist dioecisch. An den ♂ Pflanzen findet man im Frühjahr und Frühsommer in der Scheitelbucht einzelner Zweige oval-scheibenförmige Gebilde mit zahllreichen, kegelförmigen Papillen, die Antherienstände (Fig. 5 C, Taf. XII 1). Die ♀ Pflanzen zeigen vom Sommer an in den Scheitelbuchten kleine, konische, sitzende Fruchtstände (Fig. 15 m), die im folgenden Frühjahr durch einen hyalinen Stiel emporgehoben werden (Taf. XIII), worauf die grünlichen Sporen zur Aussaat gelangen.

Jedes pflanzliche Individuum zeigt, den verschiedenartigen Bedingungen des Standorts entsprechend, gewisse Eigentümlichkeiten, die es von andern Pflanzen derselben Art unterscheiden. Besonders in der Dauer der Entwickelungsphasen machen sich die Standortsverhältnisse geltend. Ich war daher bestrebt, für die folgenden Untersuchungen zunächst nur Pflanzen desselben Standorts, desselben Rasens, zu verwenden; so allein ließ sich eine genaue Kenntnis der Entwickelungsgeschichte ermitteln. Zum Vergleiche wurden natürlich auch Pflanzen zahlreicher anderer Stellen herangezogen, und es zeigte sich, daß gerade bei *Fegatella* größere oder kleinere Variationen sehr oft vorkommen, sei es in der Größe, Dicke, Farbe oder Verzweigung des Thallus, sei es in der Entwickelung der Schuppen und Rhizoiden oder in der Ausbildung der Sexualorgane und Sporen (vgl. Abschn. VI). Ich glaube daher, daß eine genaue Angabe der Standortsverhältnisse für die hauptsächlich zur Untersuchung gekommenen Pflanzen für das Verständnis des Baues und der Entwickelung von Bedeutung ist.

Am nordöstlichen Fuße einer von SO nach NW streichenden, ziemlich steilen, reich bewaldeten Bergkette (Albis-Ütlibergkette bei Zürich) findet sich ein großer, schattiger Platz (die Örtlichkeit heißt „im Sihlwald“), dessen südliche Ecke niemals

von einem Sonnenstrahl getroffen wird. Gegen die Berglehnen hin ist eine ungefähr 1 m hohe Mauer aus Kalktuffsteinen errichtet, die das stets von oben durch den Waldboden sickernde Wasser längere Zeit festhalten. Auf dieser Mauer findet sich in der genannten Ecke ein *Fegatella*-Rasen von einer Größe und Schönheit, wie ich anderswo keinen ähnlichen habe finden können; er besitzt eine Ausdehnung von etwa 6 qm (vgl. Taf. XIII). Ein kleines Stück inmitten dieses Rasens ist ♂, sonst ist er ♀ und fruktifiziert besonders reichlich in der Umgebung des ♂ Thallus.

Die Entwickelung ging an dem genannten Standort in den Jahren 1902—04 durchschnittlich in folgender Weise vor sich:

A. ♂ Pflanzen:

März, April. Mit dem Wiederbeginn des Wachstums wird in den Winterknospen sofort die Antheridienscheibe mit den Antheridien angelegt.

Mai. Die Antheridienscheiben nehmen die oben geschilderte Ausbildung an, und in den Antheridien finden zahlreiche Teilungen statt, deren Ergebnis die Spermatidmutterzellen sind.

Juni. Gleich zu Anfang des Monats gehen die Spermatozoiden ihrer Reife entgegen. Die Antheridien entleeren sich explosionsartig. Die Geschlechtssprosse mit den entleerten Antheridien sind noch lange zu erkennen; sie werden aber bald schwärzlich und beginnen zu desorganisieren.

B. ♀ Pflanzen.

April, Mai. Die Archegonienstände mit den Archegonien werden Ende April oder Anfang Mai an den jungen Sprossen in der Scheitelbucht angelegt.

Juni. Die Archegonien sind in der ersten Hälfte des Monats empfängnisfähig; die Archegonienstände sind aber noch im Thallus verborgen. Sie können nur an der kleinen Aufstülpung der obersten Thallusschichten erkannt werden, die durch ihr Wachstum bedingt ist; die Felder erscheinen etwas verzerrt und sind heller grün als die umliegenden Partien des Thallus. Die Befruchtung geht vor sich.

Juli. Die Archegonienstände treten über die Thallusfläche hervor und nehmen die Gestalt an, die der Pflanze den Artnamen verschafft hat: sie werden kegelförmig und hutartig. Der Embryo wird zum Sporogon, an dem ein eiförmiger Kapselteil und der längliche, zugespitzte Fuß zu unterscheiden sind.

August, September. Der Inhalt der Kapsel differenziert sich zu Elateren und Sporenmutterzellen.

Oktober. Zu Anfang des Monats sind die 3—4 spirigen Elateren und die einzelligen Sporen fertig entwickelt. Der Hut ist immer noch sitzend, In diesem Stadium verharren die Pflanzen in der Winterruhe.

März. Bei Wiederaufnahme des Wachstums beginnen die Sporen in den Sporogonien zu keimen. Der Hut sitzt zunächst immer noch dem Thallus auf.

April. Vereinzelt schon Ende März, besonders aber im April streckt sich der Stiel in wenigen Tagen auf die Länge von etwa 6 cm; hiernach findet die Aussaat der vielzelligen Sporen statt, die durch das Wasser verbreitet werden.

## II. Bau des Thallus.

Ein Längs- oder Querschnitt durch den dorsiventralen Thallus von *Fegatella conica* zeigt uns wie bei andern *Marchantiaceen* folgende Schichten von oben nach unten : 1. die obere Epidermis mit den Atemöffnungen, 2. die Luftkammerschicht, welche das eigentliche Assimilationsgewebe enthält, 3. das interstitienlose Gewebe, das von der obern Schicht scharf abgetrennt ist und der Aufspeicherung und Fortleitung der Nährstoffe dient, weshalb es auch als Speichergewebe bezeichnet werden kann, 4. die untere Epidermis, deren Abgrenzung nach oben keine deutliche ist (Fig. 1 A, Fig. 2 A). Von dieser vierten Schicht aus entstehen die Rhizoiden und Schuppen. Dazu kommt ein besonderes, *Fegatella* eigentümliches Schleimgewebe, das in Form mächtiger Zellstränge das interstitienlose Gewebe durchzieht (sl.).

Die obere Epidermis ist einschichtig und besteht aus lückenlos zusammenschließenden Zellen von polygonalem Grundriß (Fig. 1, B. C); stellenweise liegen auch zwei Zellen übereinander. Nach außen findet sich eine dünne Kutikula. Die Zellen entbehren der Chlorophyllkörner vollständig oder besitzen deren nur wenige.

Unter der Epidermis liegt die Luftkammerschicht. Die einzelnen Luftkammern sind voneinander durch Wandungen aus meistens einer, stellenweise auch zwei bis mehr Zellschichten getrennt. Die Zellen derselben verhalten sich wie die Epidermiszellen; sie sind chlorophyllarm oder gänzlich chlorophyllos. Das Innere der Luftkammern ist mit einem äußerst lockeren Assimilationsgewebe erfüllt. Dasselbe besteht aus gegliederten Fäden, die am Grunde der Kammern entspringen und sich wie bei *Marchantia* nach Art der *Cladophora*-Fäden verzweigen (Fig. 1, B). Die Zahl der Zellen, welche in einem Faden aneinandergereiht sind, beträgt 2—8. Die Fäden endigen entweder frei unter der Epidermis, oder sie sind, wenigstens in den seitlichen Teilen der Luftkammern, mit derselben verwachsen. Die einzelnen Zellen sind tonnenförmig aufgetrieben, in der Seitenansicht oft etwas dreieckig, und enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner.

Ungefähr in der Mitte der Epidermisfläche, welche eine Luftkammer überspannt, findet sich eine Atemöffnung, deren Bau von derjenigen bei *Marchantia polymorpha* bedeutend abweicht. Hier sind die Atemöffnungen Schornsteinen vergleichbar, welche das Dach der Luftkammern durchsetzen, mit ihrem mittleren

Teil sich demselben einfügen und aus vier Stockwerken bestehen. Bei *Fegatella* wölbt sich einfach ein Teil der Epidermis nach außen kegelförmig vor und läßt eine breite Öffnung frei, welche die Verbindung der Luftkammer mit der äußern Luft bewerkstelligt. (Fig. 1 B.). Der hervorgewölbte Epidermisteil setzt sich aus 4—6 Stockwerken zusammen, deren jedes einen Ring von 5—8 Zellen bildet, welche leicht nierenförmig gebogen sind. (Fig. 1 C.) Die innersten Ringzellen bilden in der Seitenansicht einen scharfen gebräunten Rand, der auf der Flächenansicht als

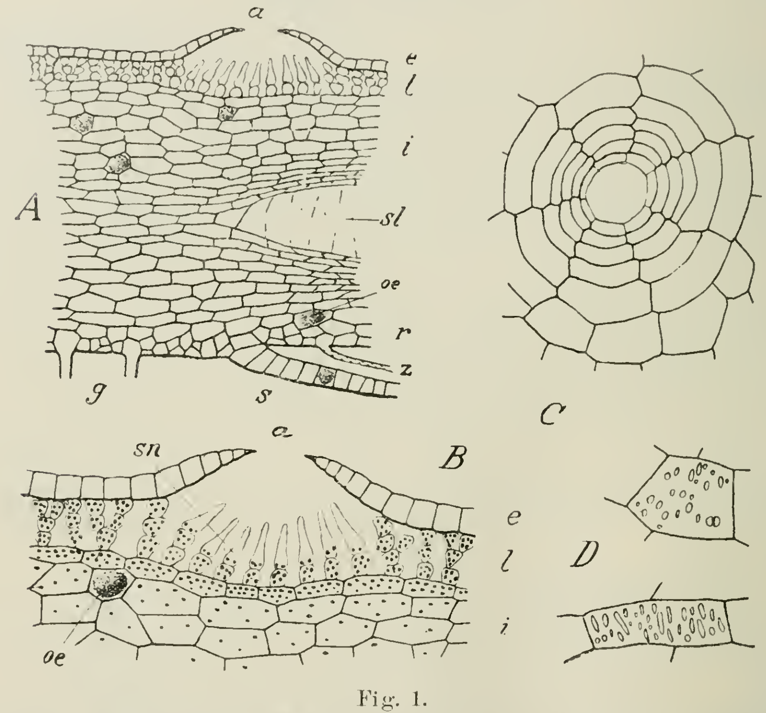



Fig. 1.

A. Längsschnitt durch die Mittelrippe des Thallus. $^{68}/_1$. B. Atemöffnung im Schnitt. C. Atemöffnung von oben gesehen $^{220}/_1$. D. Einzelne Zellen aus den interstitienlosen Zellschichten, mit Tüpfeln. $^{400}/_1$. e. Epidermis. l. Luftkammerschicht. i. interstitienloses Gewebe. r. untere Epidermis, sl. Schleimschlauch, g. glatte Rhiz., z. Zäpfchenrhizoiden. s. Schuppe, a. Atemöffnung, oe. Ölkörper. sn. Schnabelzellen.

breiter Saum erscheint, und dessen Kontur gegen die Öffnung hin außerordentlich zart ist. Die sämtlichen Zellen der Atemöffnung sind untereinander fest verbunden. Turgorschwankungen vermögen nur eine geringe, kaum sichtbare Veränderung der Öffnung zu bewirken, die jedenfalls, bei der Weite der letztern, beinahe belanglos ist. Bei niederm Turgor sind die schmalen Ringzellen stärker gebogen und lassen die einzelnen Ringe etwas sternartig erscheinen; bei hohem Turgor schwindet die wellenförmige Biegung der Zellen, und diese bilden annähernd einen

Kreis (Fig. 1 C, im turgeszierenden Zustand gezeichnet). Ein Verschluß der Spaltöffnungen findet nicht statt.

Unmittelbar unter der Öffnung zeigt das Assimilationsgewebe eine besondere Ausbildung, wie sie andern *Marchantiaceen* fehlt. Die obersten Zellen der sich hier findenden Assimilationszellfäden sind in eine lange, farblose Spitze ausgezogen und enthalten Chlorophyllkörner nur im basalen, an die übrigen Zellen angrenzenden Teil. Diese Zellen, die sog. Schnabelzellen, konvergieren mehr oder weniger gegen die Öffnung in der Epidermis hin (Fig. 1 B, sn.). Kamerling hat die Funktion dieser Zellen eingehend untersucht[1] und gefunden, daß sie eine besonders starke Verdunstung zeigen. Wir haben in ihnen einen Endpunkt der Wasserbahnen zu sehen. Zwar wird auch Wasser durch die Epidermis verdunstet; da dieses Wasser aber nur durch die meist einschichtigen Luftkammerwände der Epidermis zugeführt wird, so wäre die Verdunstung der nur an feuchten Orten vorkommenden Pflanze zu gering. Durch die Ausbildung der Schnabelzellen wird die totale Verdunstung außerordentlich gesteigert. Die Öffnung selbst ist verhältnismäßig sehr groß; sie erreicht einen Durchmesser von 0,04—0,05 mm. Hierdurch wird der Austritt des Wasserdampfes aus der Luftkammer erleichtert, da Wasserdampf nur langsam diffundiert; sie ist aber zu klein, als daß Wassertropfen leicht ins Innere eindringen könnten. Luftströmungen, die über den Thallus hinweggehen, erhöhen die Verdunstung; da an der Oberfläche derselben durch die entstehende Reibung eine ruhigere Luftschicht gebildet wird, ist es von Vorteil, daß die Atemöffnungen etwa 0,05 mm über den Thallus hervorragen. Es birgt diese Einrichtung überdies den Vorteil in sich, daß das Wasser, welches von außen auf die Pflanze gelangt, rascher vom Gipfel der Erhebung abfließt und so die Verdunstung nicht beeinträchtigt. Dies ist um so wichtiger, als der Thallus benetzbar ist. Dem scharfen Rand des innersten Ringes kommt nach Kamerling die Bedeutung zu, den Luftstrom abzufangen, damit der Wind in die Luftkammern hineinwehe (im Gegensatz zu den schornsteinartigen Atemöffnungen, die den Wind wie ein Kamin auf dem Dache abhalten wollen). Wahrscheinlicher ist aber die Ansicht Haberlandts. Zwischen den scharfen Kanten der die Spalten abgrenzenden Kutikularleisten kann sich das Wasser nur in Form eines wenig widerstandsfähigen Häutchens festhalten, welches sehr leicht platzt oder bald durch Verdunstung verschwindet.[2]

Unter der Luftkammerschicht, die das eigentliche Assimilationsgewebe darstellt, findet sich das sog. interstitienlose Gewebe, welches der Speicherung zu dienen hat. Es besteht aus großen, lückenlos zusammengefügten, in der Richtung der Längsachse des Thallus gestreckten Zellen, die stets eine große

[1]) Kamerling, Z. Biol. u. Physiol. d. *Marchantiaceen*. (Flora. 1897. Erg. Bd. p. 49.)

[2]) Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. III. Aufl. 1904. p. 412.

Menge von Stärkekörnern aufweisen, namentlich in der Nähe des Vegetationspunktes und der Luftkammerschicht. Auch zur Winterszeit sind sie reichlich mit Stärke versehen. Chlorophyllkörner finden sich in geringer Zahl in den obersten Zellen (Fig. 1 B, B.). In jugendlichen Stadien zeigen die Zellen vollkommen glatte Wände, später werden dieselben so verdickt, daß rundliche oder längliche, tüpfelartige Partien übrig bleiben (Fig. 1 D). Die Richtung dieser Tüpfel ist senkrecht zur Längsrichtung der Zellen.

Nach unten geht das interstitienlose Gewebe über in die kleinzellige, untere Epidermis. Ihre Zellen sind isodiametrisch

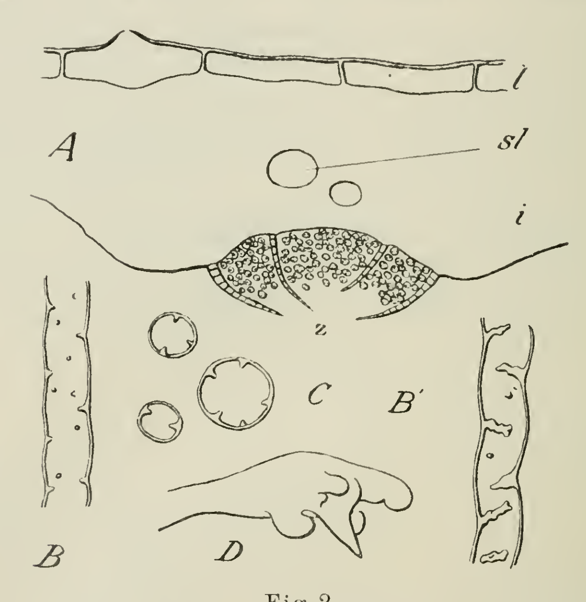



Fig. 2.
A. Querschnitt durch die Mittelrippe eines Thallus $^{38}/_{1}$. l. Luftkammerschicht. i. interstitienloses Gewebe. sl. Schleimschläuche. z. Zäpfchenrhizoiden und Schuppen. B, B‘, C. Zäpfenrhizoiden. B, B‘ Längsansicht. C. Querschnitt. $^{400}/_{1}$. D. Monströses Ende eines glatten Rhizoids. $^{220}/_{1}$.

und bilden 2—3 Schichten (Fig. 1 A). Die Membranen sind oft intensiv rot gefärbt. In der Epidermis der Mittelrippe nimmt man große Zellen wahr, welche tiefer in den Thallus hineinragen als die umgebenden Zellen. Von ihnen aus entspringen die Rhizoiden.

Die Rhizoiden treten, wie bei allen *Marchantieen*, in zwei Formen auf, zwischen denen zahlreiche Übergangsformen vorkommen; man unterscheidet glatte Rhizoiden u. Zäpfchenrhizoiden. Die ersteren finden sich auf der ganzen Mittelrippe, mit Ausnahme des vordersten, dem Vegetationspunkte zunächst gelegenen Abschnittes, inseriert. Es sind bis 2 cm lange, einzellige Schläuche; ihre Membranen bestehen aus Cellulose und sind innen und außen vollkommen glatt. Die glatten Rhizoiden wenden sich gleich

nach ihrem Ursprung vom Thallus weg, so daß sie auf demselben mehr oder weniger senkrecht stehen. Sie sind stets mit Bodenteilchen verwachsen und zeigen dadurch an, daß sie sowohl der Aufnahme von Nährstoffen wie auch der Festheftung des Thallus am Boden dienen. Nicht selten sind sie mehr oder weniger spiralig gewunden; ferner kommen kurze Abzweigungen vor, namentlich an den Enden, die auch sonst oft keulige, traubige oder andere abnorme Form annehmen. Diese Mißbildungen sind auf Hemmnisse zurückzuführen, welche sich dem in einer bestimmten, einmal angenommenen Richtung rasch wachsenden Rhizoid plötzlich in den Weg stellen; in dem Bestreben, sich dem Hindernis mit einer möglichst großen Oberfläche anzupressen, bildet es seitliche Auszweigungen, Lappen usw. (Fig. 2 D).[1]

Die Zäpfchenrhizoiden entspringen in großer Zahl aus der unteren Epidermis der Mittelrippe, immer in der Achsel von Schuppen (Fig. 1 Az, 2 Az). Sie verlaufen eine kurze Strecke parallel der Unterseite des Thallus und strahlen vom Ende derselben an nach außen. Sie besitzen meist einen bedeutend geringeren Durchmesser als die glatten Rhizoiden, seltener den gleichen (Fig. 2 C), und sind an der Innenseite stets durch Wandverdikkungen ausgezeichnet, im einfachsten und häufigsten Falle Zäpfchen von kreisförmigem Umriß, welche mehr oder weniger tief in das Zellumen hineinragen. Diese Zäpfchen, die oft spiralig gruppiert sind, verschmelzen aber nicht selten miteinander; dadurch entstehen dann förmliche Cellulosebalken, welche beinahe das ganze Lumen des Rhizoids durchsetzen; auch sind die Zäpfchen öfters mit unregelmäßigen Leisten und Warzen versehen. Die unverdickten Stellen der Rhizoidmembranen wölben sich häufig nach außen. Dies ist besonders dann der Fall, wenn die Zäpfchen weit in das Zellinnere vorspringen. — Ähnliche Verdickungen werden gelegentlich auch in den glatten Rhizoiden beobachtet. Auch sie sind Bildungen der Membran, wie Lämmermayr nachgewiesen hat.[2] Die Zäpfchen sind nach Kamerling der ziemlich dicken Wandung der Rhizoiden eingesenkt, ähnlich wie die Cellulosebalken bei *Caulerpa*.[3]

Die Funktion der Zäpfchenrhizoiden ist von Kamerling aufgeklärt worden. Leitgeb schrieb ihnen eine mechanische Bedeutung zu[4]; Kny sieht in den Zäpfchen eine Einrichtung zur Ertötung der Kapillarwirkung der Rhizoiden[5]; Czapek glaubt, daß sie wegen ihres Sphagnolgehalts eine antiseptische Wirkung

[1] Vgl. Haberlandt, l. c., p. 196. Die hier gebrachten Abbildungen können ebensogut von *Fegatella* wie von *Linaria Cymbalaria* herstammen.

[2] Lämmermayr. Üb. d. eigentümlich ausgebildeten Vorsprungsbildungen in d. Rhiz. d. *Marchantiaceen*. (Öst. Bot. Zeitschr. 1898. p. 321 ₂₄.)

[3] Kamerling, l. c., p. 9.

[4] Leitgeb. Untersuchungen üb. d. Lebermoose. Heft VI. Die *Marchantineen*.

[5] Kny, Bau u. Entwicklung v. *March. polym.* 1890. p. 471.

hätten[1]; Haberlandt vermutet, daß sie lediglich dazu dienen, die absorbierende Oberfläche des Rhizoids zu vergrößern[2]. Kamerling fand, daß sie den Zweck haben, eine ungestörte Wasserbewegung in den Rhizoiden zu ermöglichen[3]. Wenn bei der Verdunstung in den Zellen des Assimilationsgewebes das Wasser aus den Zellen des interstitienlosen Gewebes und den Rhizoiden nicht rasch genug folgen kann, entstehen Dampfblasen, welche sich unter der Einwirkung von Zugspannungen ausdehnen. Durch die Zäpfchen werden diese Blasen in der Mitte des Rhizoids aufgespannt erhalten, wodurch ermöglicht wird, daß das Wasser oberhalb desselben mit demjenigen unterhalb kommuniziert. Die Fortpflanzung der saugenden Wirkung von unten nach oben ist so gesichert; das Wasser fließt an den Zäpfchen vorbei. Die Rhizoiden bleiben funktionsfähig in einem Moment, wo die Pflanze gerade viel Wasser braucht. Überdies ist durch den ununterbrochenen Zusammenhang bei Aufhören der Wasserzufuhr von außen eine verhältnismäßig vollständige Ausnützung des in den Rhizoiden vorhandenen Wassers möglich. Da die Wandung der Rhizoiden für Luft undurchlässig ist, so entsteht dann im Innern ein mit Wasserdampf gesättigter, luftverdünnter Raum. Bei jeder Anfeuchtung aber wird durch den Atmosphärendruck das Wasser wieder in diesen Raum hineingepreßt, so daß die Verdunstung ungehindert weiter gehen kann. Bei schwacher Transpiration, z. B. in der Nacht, speichern also die Rhizoiden Wasser auf[4].

Wenn ich mich nach meinen eigenen Beobachtungen der Ansicht Kamerlings anschließe, so halte ich es dennoch für wahrscheinlich, daß sekundär den Zäpfchenrhizoiden auch einzelne der Funktionen zukommen, die ihnen von den oben angeführten Autoren zugeschrieben werden. Gewiß wird durch die Zäpfchen eine beträchtliche innere Oberflächenvergrößerung und damit vermehrte Absorption bewirkt. Auch die antiseptische Wirkung, welche die Zäpfchen ausüben nach Czapek, ist nachgewiesen; Zäpfchenrhizoiden sind nur selten verpilzt, während in den glatten Rhizoiden Pilzfäden häufig beobachtet werden[5]. Ferner kommt den Zäpfchenrhizoiden unter Umständen eine mechanische Bedeutung zu; ich halte eine solche für die Stiele der reifen Sporogonienstände als sicher[6]. Indem sie stets dichte Bündel bilden, vermögen sie übrigens Wasser auch kapillar

---

[1]) Czapek, Z. Chemie d. Zellmembranen bei d. Laub- u. Leberm. (Flora. Bd. 86. 1899. pag. 361/381.)

[2]) Haberlandt, l. c., pag. 202.

[3]) Kamerling, l. c., pag. 8/35.

[4]) Eine ähnliche Funktion schreibt Strasburger den zarten Spiralleisten zu, welche an den Verdickungsbändern der Gefäße höherer Pflanzen vorkommen. Er nimmt an, daß sie dem Wasser in den Jaminschen Ketten den Durchgang zwischen Luftblasen und Wand erleichtern. Vgl. Haberlandt, l. c., pag. 569.

[5]) Vgl. Abschnitt VI.

[6]) Vgl. Abschnitt VII, pag. 205.

zwischen sich festzuhalten und zu leiten, eine Wirkung, die durch die Schuppe, in deren Achsel sie entspringen, erhöht wird (Fig. 2 A)[1]). Jedenfalls kommt den Zäpfchenrhizoiden eine viel ausgiebigere Wasserversorgung für den Thallus zu als den glatten. Nach Göbel[2]) treten sie deshalb besonders bei xerophytischen Lebermoosen auf. Da sie bei *Fegatella* in großer Zahl vorhanden sind, müßten wir daraus schließen, daß diese Pflanze ebenfalls xerophytisch ist; wir werden sehen, daß dies in der Tat

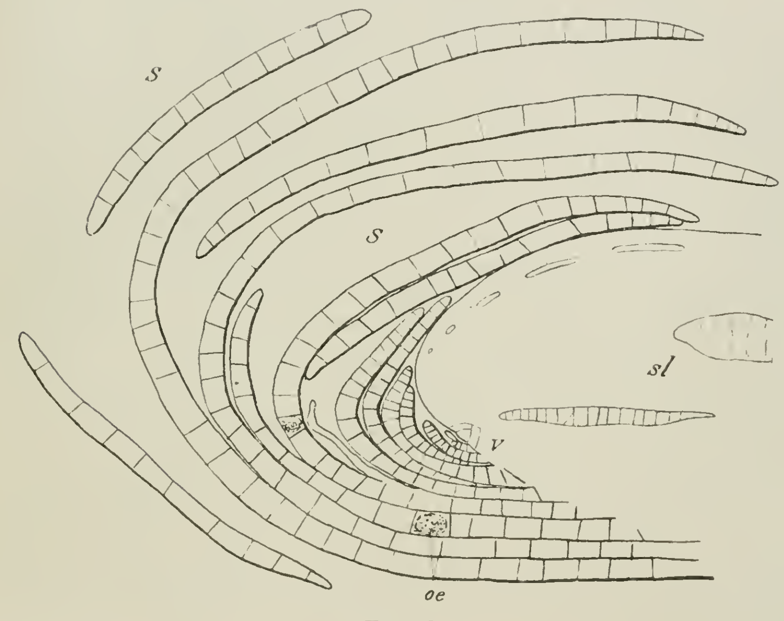



Fig. 3.
Medianer Längsschnitt durch das Ende eines Thallussprosses.
*v* = Vegetationspunkt. *sl* = Schleimschläuche. *s* = Schuppen.
*oe* = Ölkörper. 121/1.

der Fall ist, obwohl sie ausschließlich an feuchten Standorten vorkommt[3]).

Nach Kamerling[4]) kommen in den glatten Rhizoiden von *Fegatella* bisweilen Durchwachsungen vor, ähnlich wie sie von Kny für *Marchantia polymorpha* und *Lunularia vulgaris* beschrieben worden sind[5]). Die Basis der den Rhizoiden angrenzenden Zellen wölbt sich nach genanntem Autor in den Innenraum derselben hinein und bildet ein sekundäres Rhizoid. Ich selbst

---

[1]) S. pag. 338.
[2]) Göbel, Organogr., pag. 273.
[3]) S. pag. 340.
[4]) Kamerling, l. c., pag. 35.
[5]) Kny u. Böttger, Üb. Durchwachsungen an d. Wurzelhaaren der *Marchantiaceen*. (Sitz.-Ber. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. XXI.)

konnte solche Durchwachsungen trotz eifrigen Suchens an vielen Pflanzen nicht auffinden[1].

Neben den Rhizoiden weist die Unterseite des Thallus noch ein weiteres Anhangsgebilde auf, die Schuppen. Wir finden sie einzig an der Mittelrippe inseriert, wo sie in 2 Reihen zu beiden Seiten der Längsachse auftreten und miteinander alternieren. Es sind einschichtige Zellflächen, welche von der untern Epidermis aus ihren Ursprung nehmen und nach vorn verlaufen. Die in der Nähe der Scheitelpartie gelegenen Schuppen weisen am vordern Ende ein rundliches Anhängsel auf, das sich von der eigentlichen Schuppe scharf absetzt, auch dunkler, meist intensiv rot gefärbt ist; seine Ränder sind an der Stelle, wo es mit derselben in Verbindung steht, nach unten gebogen. Diese Schuppenanhängsel, welche die jungen Schuppen darstellen, bilden einen bedeutsamen Schutz für den Vegetationspunkt, indem sie das Wasser von demselben abhalten. Um ihre Wirksamkeit als Schutzorgane zu erhöhen, stehen sie am Scheitel außerordentlich dicht beieinander und sind über die Scheitelbucht hinaufgebogen (Fig. 3). An den in größerer Entfernung vom Ende des Thallus weg liegenden Schuppen sind die Anhängsel abgefallen; ihre Bedeutung für die Schuppen liegt jetzt im Schutz der Zäpfchenrhizoiden, welche in dichten Bündeln in ihren Achseln liegen. Da diese Rhizoiden in erster Linie der Wasserzufuhr dienen, wird durch die Schuppen eine Wasserabgabe nach unten hin verhindert, zugleich aber die Kapillaritätswirkung erhöht (Fig 2 A).

Unmittelbar am Scheitel finden wir die Schuppen im Zusammenhang mit Papillen von keulenförmiger Gestalt (Fig. 3). Sie sind einzellig und sondern einen Schleim ab, welcher um den Vegetationspunkt eine denselben gegen Austrocknung schützende Hülle bildet, bei großer Feuchtigkeit aber eine zu starke Durchtränkung der meristematischen Gewebe des Scheitels verhindert.

Die für *Fegatella* charakteristischen „Schleimschläuche“ finden sich im interstitienlosen Speichergewebe. Schon in der Nähe des Scheitels zeigen sich einzelne Reihen von Zellen, die sich durch geringeren Längendurchmesser, aber größere Breite von den gewöhnlichen Zellen der unter den Luftkammern vorkommenden Schicht auszeichnen (Fig. 3). Auf dem Querschnitt haben sie kreisrunden, nicht polygonalen Umriß (Fig. 2 A). Chlorophyllkörner und Stärkeeinschlüsse fehlen ihnen vollständig, während sie in den Zellen des umliegenden Gewebes vorhanden sind. Etwas weiter vom Sproßende zurück zeigen diese Zellstränge einen wasserhellen, bei Alkoholmaterial schwach bräunlich erscheinenden Inhalt, der stark quellbar ist und das Volumen der einzelnen Zellen außerordentlich vergrößert; die Querzellwände werden aufgelöst, so daß wirkliche Schläuche entstehen. Das Vorkommen von Schleim ist schon makroskopisch zu er-

[1]) Ich vermute, daß diese Durchwachsungen identisch sind mit den Pilzhyphen, die man in den glatten Rhizoiden häufig findet. Vgl. pag. 388.

kennen: bei jedem Schnitt, den man durch die Mittelrippe des Thallus führt, tritt ein fadenziehender Inhalt heraus. Schneidet man mit Alkohol fixierte Objekte, so erscheinen die Schleimschläuche als von bloßem Auge sichtbare, weißliche Streifen. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, daß ihr Inhalt stark aufgequollen ist, so daß die angrenzenden Zellen zusammengepreßt oder zerrissen sind. Färbt man die Präparate mit Delafields Hämatoxylin, so zeigt sich oft eine Schichtung in mehr oder weniger konzentrischer Anordnung. In älteren Thallusteilen sind die Schleimgänge leer und desorganisiert [1].

Während sich das Auftreten dieser Stränge auf die Mittelrippe beschränkt, finden sich in den seitlichen Thallusteilen verstreut einzelne Schleim enthaltende Zellen. Sie liegen ebenfalls im interstitienlosen Gewebe, meist in der Nähe der Luftkammerschicht, niemals in den Wänden dieser selbst oder in der Epidermis. Der Schleim zeigt auf frischen Schnitten dieselbe homogene Beschaffenheit und dasselbe chemische Verhalten, wie Prescher nachgewiesen hat [2]; bei Alkoholmaterial tritt die gleiche Färbung ein, und läßt sich dieselbe Schichtung erkennen. Übrigens finden sich Übergänge zwischen Schleimzellen und Schleimschläuchen, indem oft 2 Schleimzellen hintereinander auftreten, oder die Schleimschläuche auf 2—3 Zellen reduziert sind.

Leitgeb schreibt dem Schleimgewebe einen Einfluß auf das Längenwachstum zu [3], während sie Prescher als Schwellkörper betrachtet, welche „die Säftespannung da auf das Maximum bringen sollen, wo es am nötigsten ist" [4]. Ich möchte mich eher der Ansicht Göbels anschließen, nach welcher es der Wasserspeicherung zu dienen hätte. Die Schleimorgane ziehen das Wasser an und halten es fest; dadurch tragen sie auch sekundär zur Straffheit des Gewebes bei. Es scheint zwar auf den ersten Blick fraglich zu sein, ob eine Pflanze, die nur an ausgesprochen feuchten Standorten vorkommt, eines solchen Wasserspeichers bedürfe. Allein Göbel hat nachgewiesen, daß Einrichtungen zum Festhalten von Wasser nicht nur bei xerophyten Lebermoosen auftreten, sondern selbst bei solchen, welche an triefend nassen Stellen leben [5]. Wenn sich im Wasser nur geringe Mengen von Aschenbestandteilen finden, so müssen zur Gewinnung der nötigen Quantität derselben große Wassermengen

[1]) Schon Nees ab Esenbeck beobachtete diese Gebilde, deutete sie aber als horizontale Lufthöhlen (Naturgesch. d. eur. Leberm. 1838, pag. 188). Erst Göbel erkannte ihre Natur (Z. vgl. Anat. d. March. II. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. II. p. 529 ff.) Prescher beschrieb sie eingehend (D. Schleimorgane d. Marchantiaceen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. 1832. I. Abt. pag. 132 158.)

[2]) loc. cit., pag. 149.

[3]) Leitgeb, l. c.

[4]) Prescher, l. c., pag. 154.

[5]) Göbel, Org., pag. 279. Besondere Wassergewebe treten auch bei Phanerogamen auf, welche feuchte Standorte bevorzugen; selbst Mangrovepflanzen besitzen wasserspeichernde Einrichtungen. Vgl. Haberlandt. l. c., pag. 357.

verdunstet werden. Gewiß weisen die überaus großen Atemöffnungen zusammen mit dem für *Fegatella* charakteristischen Verdunstungsapparat darauf hin, daß die Transpiration bei dieser Pflanze eine ganz beträchtliche sein muß. Es kommt aber ein weiterer Umstand hinzu. *Fegatella* ist nämlich, trotz des feuchten Standorts, eigentlich nicht hygrophiler, sondern xerophytischer Natur, wie schon Golenkin vermutete[1]). Bei anhaltend trockener Witterung[2]) führen viele Bäche, an deren Ufer *Fegatella* wächst, kein Wasser mehr; auch an Mauern und Felsen, die sonst berieselt werden, fehlt dann die Zufuhr. Die Pflanze müßte, wenn sie keine Einrichtung zum Festhalten des Wassers besitzen würde, zugrunde gehen. Nun vermag sie aber wochenlag ohne Wasseraufnahme doch mehr oder minder frisch zu bleiben; die Wasserentziehung ist demnach eine äußerst langsame. Bei Befeuchtung lebt sie rasch wieder auf. Die Ursache dieser Erscheinung muß, bei der doch sonst kräftigen Verdunstung, die durch ein Schließen der Atemöffnung nicht geregelt werden kann, das Vorkommen reichlichen Schleimes sein. Auch dadurch, daß sich die Schleimschläuche im leitenden interstitienlosen Gewebe finden und in der Richtung des Verlaufes von dessen Zellen liegen, wird eine Beziehung zwischen ihnen und dem Wasserleitungsgewebe wahrscheinlich. Da sie schon unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt auftreten, erhöhen sie den Schutz, den die Schuppen und Schleimpapillen demselben von außen zuteil werden lassen: Verhütung einer zu starken Austrocknung, welche die Teilungsvorgänge behindern könnte[3]).

Die verschiedenen Gewebe, aus denen der Thallus besteht, sind am Aufbau desselben in ungleichem Maße beteiligt. Er ist in der Mitte am stärksten, da es hier zur Bildung einer Mittelrippe gekommen ist; die Hauptmasse derselben ist interstitienloses Gewebe, welches von den Schleimschläuchen durchzogen wird. Gegen den Rand hin wird der Thallus allmählich dünner. Von dieser Dickenabnahme wird die Luftkammerschicht am wenigsten betroffen. Die Kammern sind bis an den Rand hin ausgebildet und zeigen nur eine geringe Verminderung der Höhe. Sie grenzen zuletzt direkt an die untere Epidermis. Der äußerste Rand des Thallus ist eine einfache Zellschicht, welche zur Epidermis gehört und farblos erscheint.

Wie die meisten Lebermoose, ist auch *Fegatella* durch den Besitz von Ölkörpern ausgezeichnet (Fig. 1, 3, 4). Es sind

[1]) Golenkin, D. mykorhizaähnlichen Bildungen d. Marchantiaceen. (Flora. Bd. 90. 1902. pag. 218.)

[2]) Wie sie gerade im Sommer 1904 herrschte.

[3]) Nach Walliczek (Studien üb. d. Membranschleime veget. Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893. p. 209-277) ist die physiologische Funktion der Membranschleime von Blattepidermen und des Innern vegetativer Teile, sowohl oberirdischer wie unterirdischer, ebenfalls die Speicherung von Wasser und die Abgabe desselben zur Zeit des Bedarfs an das umliegende Gewebe. Daß der Schleim in alten Thallusteilen von *Fegatella* fehlt, findet seine Analogie bei den höhern Pflanzen darin, daß er auch in älterer Rinde und fertigen Blütenorganen fehlt, während er in unverkorkter Rinde und in den Knospen vorkommt.

dies rundliche oder ovale Gebilde, die aus einer Grundmasse, dem Stroma, und einer Menge feiner, eingelagerter Öltröpfchen bestehen. Sie besitzen im frischen Thallus eine bräunliche Farbe und können daher leicht von den Schleimzellen unterschieden werden; auch erfüllen sie die Zelle, in der sie liegen, nicht vollständig. Sie kommen in allen Teilen des Thallus vor, im interstitienlosen Gewebe, in der Epidermis und in den Schuppen. Die umgebenden Zellen bilden meist eine rosettenartige Figur, in ähnlicher Weise, wie man sie öfters im Umkreis der Rhizoidenzellen findet[1]).

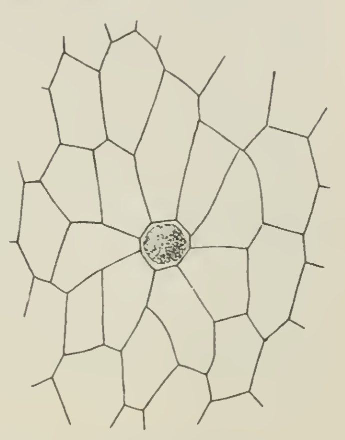


Fig. 4.
Ölkörperzelle (aus d. Epidermis eines reifen Sporogonienstandes) 400/1. Vgl. dazu die Fig. bei Warnstorf, Hedwigia XL, 1901, pag. 134.

Pfeffer[2]), Küster[3]) und Lohmann[4]) haben die Ölkörper chemisch näher untersucht und gefunden, daß sie Sekretionsprodukte sind, die, einmal abgelagert, im Stoffwechsel selbst keine weitere Verwendung haben. Wohl aber kommt ihnen eine große biologische Bedeutung zu als Schutzkörper für die Pflanze. Bringt man unsere gewöhnlichen Schnecken zu einem unter einer Glasglocke befindlichen Rasen von *Fegatella*, so sieht man bald, daß sie eine große Abneigung gegenüber demselben zeigen. Selbst junge, zarte Pflanzen bleiben völlig unberührt, auch wenn die Tiere viele Tage haben hungern müssen. Stahl hat beobachtet, daß größere pflanzenfressende Tiere, z. B. Kaninchen, die Rasen ebenfalls gänzlich verschonen[5]). Da mechanische Verteidigungsmittel der Pflanze fehlen, so ist es klar, daß die Sicherung vor Tierfraß lediglich von innern Organen abhängt, und es ist natürlich, dieselbe in dem terpertinartigen Geruch und dem eigentümlich bittern Geschmack zu suchen. Es ist Lohmann gelungen, hierfür den Beweis zu erbringen. Er hat das ätherische Öl der Ölkörper isoliert und seine Terpennatur nachgewiesen. Mit demselben tränkte er dann Stücke von Filtrierpapier; sie blieben von den Schnecken verschont, während reines Filtrierpapier gefressen wurde. Es deuten übrigens auch das vorzugsweise peripherische

[1]) Diese Ähnlichkeit hat Warnstorf (Üb. d. Rhizoideninitialen in den Ventralschuppen der March. Hedwigia. XL. 1901. pag. 132–135) dazu verleitet, die Ölkörperzellen in den Schuppen von *Fegatella* für Rhizoideninitialen zu halten. Vgl. dazu Quelle (Bemerk. Hedwigia. XLI. 1902. pag. 174–77).
[2]) Pfeffer, Flora. 1874.
[3]) Küster, Die Ölkörper d. Lebermoose. Inaug.-Diss. Basel 1894.
[4]) Lohmann, Beitrag z. Biologie d. Leberm. (Bot. Zentr. Beihefte. XV. 1903. pag. 2.)
[5]) Stahl, Pflanzen u. Schnecken. 1888. (Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Medizin. Bd. XXII. N. F. XV.)

Vorkommen der Ölkörper und ihr frühzeitiges Entstehen am Thallus auf ihre Schutzfunktion hin[1].

### III. Bau und Entwicklung der Sexualsprosse.

*Fegatella conica* ist dioecisch. Am Thallus selbst läßt sich aber weder in der äußern Erscheinung noch im innern Bau etwas erkennen, was darauf hinweisen könnte, ob wir eine männliche oder weibliche Pflanze vor uns haben.

Beiderlei Sexualorgane entstehen an mehrfach gabelig verzweigten Sproßsystemen. Bei den ♂ Pflanzen haben dieselben die Gestalt einer Scheibe, welche am Ende eines gewöhnlich gestalteten Thalluslappens demselben an- oder eingefügt ist (Fig. 5 C, Taf. XII, 1); bei den ♀ Exemplaren bilden sie zunächst kleine, außerordentlich kurz gestielte, im Thallus noch verborgene und deshalb äußerlich kaum wahrnehmbare Hüte, welche in der Fortsetzung der Mittelrippe liegen (Fig. 5 D, E). Daß die Scheibe des Antheridienstandes wie der Archegonien tragenden Hüte metamorphosierte Sproßsysteme sind, geht aus der Entwicklungsgeschichte und ihrem Bau im fertigen Zustande hervor.

---

[1]) Lohmann hat auch die chemische Zusammensetzung verschiedener Lebermoose untersucht (l. c.) und beim Thallus von *Fegatella* folgende Resultate gefunden:

Die zur Prüfung gelangende Trockensubstanz enthielt

| | |
|---|---|
| Rohfett | 2,3 %. |
| Gesamt N. | 2,35 „ |
| „ Eiweiß N. | 2,08 „ |
| Unverdaut N. | 0,8 „ |
| Rohfaser | 12,0 „ |
| Rohasche | 9,4 „ |

Die Rohasche enthielt ihrerseits

| | |
|---|---|
| 0,46 % | Kohle |
| 6,2 „ | Sand |
| 9,7 „ | $CO_2$ |
| 82,8 „ | reine Asche (= 7,8 % der Trockensubstanz). |

Die reine Asche setzte sich zusammen aus

| | |
|---|---|
| $Fe_2O_3$ (+ $AlO_2$) | 3,3 %. |
| $Mn_2O_3$ | Spuren |
| $CaO$ | 15,0 % |
| $MgO$ | 8,6 „ |
| $K_2O$ | 36,6 „ |
| $Na_2O$ | 6,4 „ |
| $P_2O_5$ | 7,8 „ |
| $SO_3$ | 13,3 „ |
| Cl | 6,4 „ |
| $SiO_2$ | 5 „ |
| (ab O $Cl_2$ | — 1,5 „ |
| | 100,9 „ |

Bedeutsam in dieser Zusammenstellung ist, daß die Asche kein J enthielt, das nach früheren Beobachtungen hätte vorhanden sein sollen. Die von Czapek aufgefundenen Stoffe Sphagnol u. Dicranumgerbsäure, die er für Schutzmittel hält, sind nach Lohmann eine Ursache der außerordentlichen Resistenz der Pflanzen gegen Verwesung.

A. Antheridienstand, Antheridien und Spermatozoiden.

Die Antheridienstände werden im Frühjahr unmittelbar aus den Winterknospen gebildet.[1] Diese zeigen meist zwei Scheitel und stellen demnach einen gegabelten Sproß dar. Mit der Wiederaufnahme des Wachstums nach der Winterruhe entwickelt sich der eine der beiden Scheitel in normaler Weise weiter zu einem gewöhnlichen, sterilen Sproß, beim anderen erfolgt nach jeweiliger Verbreiterung der Scheitelzelle im Vegetationspunkt rasch aufeinander eine dreimalige Gabelung, so daß ein scheibenförmiges Gebilde mit acht Scheitelzellen entsteht. Dicht hinter und über denselben werden die ersten Antheridien angelegt; die Erzeugung weiterer Geschlechtsorgane findet in akropetaler, also scheitelwärts fortschreitender Reihenfolge statt. Während der Bildung des Sexualsprosses hat sich der sterile Schwestersproß unbehindert weiter entwickelt; durch sein starkes Längenwachs-

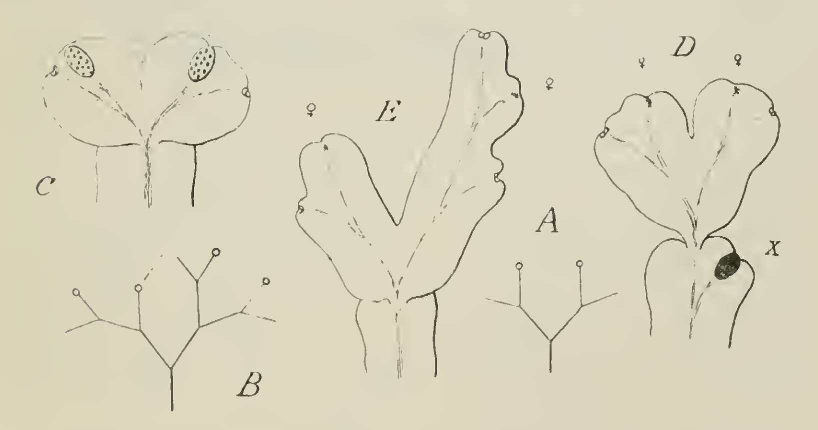



Fig. 5.
Anlage der Sexualsprosse. A, B Schema. C ♂ Pflanze. D, E ♀ Pflanzen. Nat. Gr. x Stelle, wo der vorjährige Archegonstand sich entwickelte.

tum drängt er den Antheridienstand zur Seite, und es erscheint nun derselbe als eine seitliche Sprossung des Thallus (vgl. Fig. 5 E: ♂ u. ♀ Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung gleich). Umgekehrt kann aber auch der sterile Gabelzweig durch die Entwicklung des fertilen Sprosses in seinem Wachstum gehemmt oder unterdrückt werden; es findet sich dann die Antheridienscheibe am Ende des ursprünglichen Muttersprosses (Taf. XII, 1). Öfters kommt es vor, daß beide Scheitel der Winterknospe sich gabeln, ehe ein fertiler Sproß angelegt wird (Fig. 5). Es sind alsdann vier Scheitel vorhanden, von denen die beiden inneren zu Antheridienständen werden (C). Da die letztern stark in die Breite wachsen, drängen sie die sterilen Sprosse vollständig zur Seite, so daß diese in beinahe diametral entgegengesetzten Rich-

[1]) Über den Bau der Winterknospen, s. p. 385.

tungen weiter wachsen. So gewinnen sie Raum, um sich völlig ungestört entwickeln zu können. Hierin haben wir den Grund dafür zu erblicken, daß die fertilen Zweige stets die inneren sind: die sterilen würden sich, wenn sie nicht außen wären, in ihrem Wachstum und ihrer Verzweigung gegenseitig hemmen. Auch dann, wenn ein Sexualsproß und ein steriler Zweig innen wären, käme es bei der reichen Verzweigung bald zu einer ungünstigen gegenseitigen Beeinflussung; wie die Verhältnisse tatsächlich liegen, kann am raschesten ein möglichst großes Terrain erobert

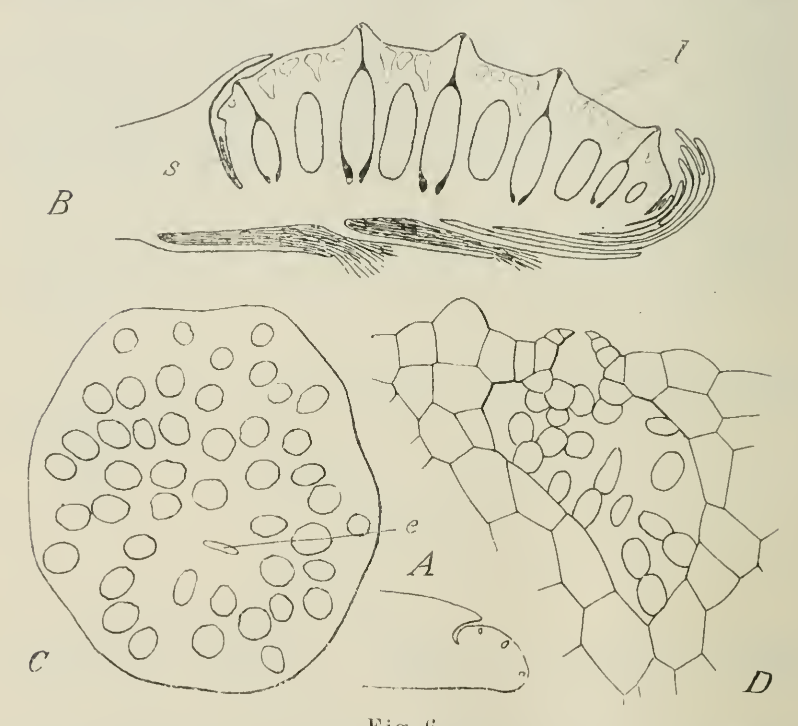



Fig. 6.
Antheridienstand. A. am Anfang d. Entwicklung $^{20}/_{1}$. B, C zur Zeit der Reife. B. Längsschnitt, C. Querschnitt parallel zur Oberfläche $^{15}/_{1}$. l Luftkammern, s. Schleimpapille, e. entleertes Antheridium. D. Atemöffnung aus dem Antheridienstand $^{400}/_{1}$.

werden, ohne daß die Ausbildung der Geschlechtssprosse beeinträchtigt wird.

Der fertige Antheridienstand ist in seinem Gesamtumriß eine etwas längliche, elliptische Scheibe (Fig. 6 C). Am Umfang zeigen sich, was ein Schnitt parallel zur Oberfläche leichter bemerkbar macht, ganz schwache Einbuchtungen, deren tiefste genau in der Mediane liegt. Der Oberseite dieser Scheibe sind die zahlreichen Antheridien eingesenkt, von denen, der Entstehungsfolge entsprechend, die äußersten die jüngsten sind (Fig 5 B). Eine genaue Betrachtung ergibt, daß die Antheridien in den Ausbuch-

tungen der Scheibe näher an der Peripherie gelegen sind als in den Einbuchtungen. In ihrer sonstigen Verteilung lassen sie keine weitere Gesetzmäßigkeit erkennen: sie erscheinen regellos über die ganze Scheibe verteilt.

Ein Längsschnitt durch einen Antheridienstand zeigt die Antheridien in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien (Fig 6 B). Sie liegen je in einer tiefen, flaschenförmigen Einsenkung, deren Hals durch eine vorstehende, kegelförmige Papille führt und mit einer besonders ausgebildeten Spaltöffnung nach außen mündet. Die Epidermis bildet nämlich über dem obersten Teil des Halses eine etwas hervorgewölbte Decke, ähnlich wie wir sie bei den Atemöffnungen des Thallus gefunden haben (Fig. 7 o. o); nur besitzen alle Zellen dieselbe Breite, die letzten endigen keineswegs mit einem scharfen Rand, und die Öffnung ist außerordentlich klein. Zwischen den Ausmündungskanälen finden sich einzelne Luftkammern, deren Atemöffnungen von denjenigen des Thallus im Bau abweichen, dagegen einige Ähnlichkeit aufweisen mit den für *Marchantia polymorpha* typischen, schornsteinartig ausgebildeten (Fig. 6 D). Von der Unterseite der Epidermis sprossen dünnwandige Zellen in das Innere der Kammer hinein, welche die Öffnung sehr verengern und nicht selten beinahe zu verschließen scheinen. Die Kammern erstrecken sich zum Teil bis zu den Antheridien hinab; sie enthalten ein äußerst lockeres Gewebe, das mit dem Assimilationsgewebe in der Luftkammerschicht des Thallus übereinstimmt. Die Endzellen einzelner Fäden sind länglich, etwas zugespitzt und farblos; eigentliche Schnabelzellen fehlen indessen. Einige Epidermiszellen sind nach außen papillenartig vorgestülpt: sie erinnern wiederum an *Marchantia*, auf deren oberer Epidermis sich ebenfalls Papillen finden. Die Zellen zwischen den Luftkammern der Antheridienstände enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner; auch Ölkörper sind reichlich vorhanden, in der Ausbildung, wie sie oben beschrieben worden ist (p. 341). In dem Gewebe zwischen den Antheridien finden sich Schleimzellen. Unter dem eigentlichen Antheridienstand, welcher dem mütterlichen Thallus aufsitzt, zieht sich interstitienloses Gewebe hin; es gehört der Mittelrippe desselben an. In der Rinne zwischen Rezeptakulum und Thallus treten Schleimpapillen auf (Fig. 6 B, s). Solche finden sich übrigens auch in den Gruben, in denen die Antheridien sitzen (s. unten). Wenn die Scheibe nicht im Thallus eingeschlossen ist (Taf. XII, 1), so können wir mehrere Schuppenreihen wahrnehmen, die den Ausbuchtungen derselben entsprechen. — Der gesamte Bau der Antheridienstände zeigt also deutlich, daß dieselben nichts anderes sind als metamorphosierte, stark verkürzte Sproßsysteme. Denkt man sich die Ausbuchtungen der Scheibe stärker und diese letztere auf einem Stiele emporgehoben, so entsteht der bekannte, für die ♂ Pflanzen von *Marchantia polymorpha* typische Sexualsproß.

Die Entwicklung des einzelnen Antheridiums stimmt in den wesentlichsten Zügen mit den Befunden von Stras-

burger[1] u. Kny[2]) an *March. polymorpha* überein: die auftretenden Hauptunterschiede sind fast durchweg auf veränderte Raumverhältnisse zurückzuführen. Jedes Antheridium geht aus einer einzelnen Oberflächenzelle des jungen Rezeptakulums hervor; diese Zelle, die dem zweiten Segment dorsalwärts angehört, wölbt sich nach außen vor und teilt sich dann durch eine Querwand in eine obere und eine untere Zelle (Fig. 7 a, b). Jene wird zur Mutterzelle des Antheridiums, diese zum Stiel. In der ersteren erfolgen sukzessive mehrere weitere Querteilungen, meist 3—4 (Fig. 7 c); es können deren aber auch mehr auftreten, so daß die

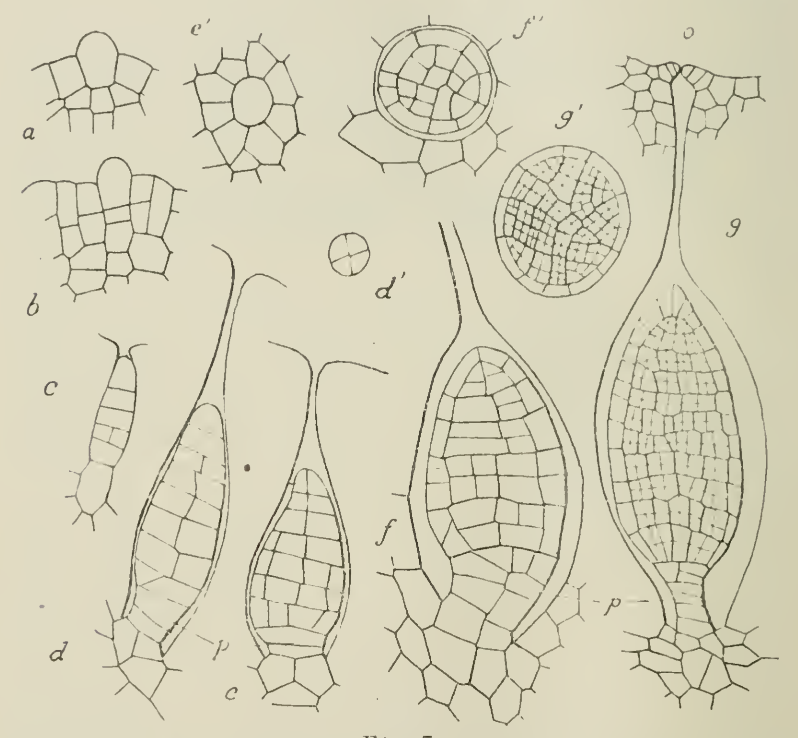



Fig. 7.
Entwicklung des Antheridiums a-f¹ 400/1, g-g, 220/1. o. Auswurfsöffnung für die Spermatozoiden. p. Fuß.

Zahl der übereinander liegenden Zellen bis acht beträgt, ohne daß zuvor eine Längsteilung erfolgt ist. Es hängt die Zahl der Querteilungen offenbar von der Schnelligkeit des Wachstums des Rezeptakulums ab; bei rascher Entwicklung desselben wird das Antheridium eingeengt und kann sich anfangs nur nach einer Richtung teilen. Die Längsteilungen, die von der Basis des eigentlichen Antheridiums aus nach der Spitze hin fortschreiten,

---

1) Strasburger, D. Geschlechtsorgane u. d. Befruchtung b. *Marçh. pol.* (Prings. Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 409 22.)

2) Kny, l. c., p. 378 f.

teilen die vorhandenen Stockwerke in zwei, dann in vier Zellen, welche, vom Scheitel aus gesehen, die Form von Kreisquadranten haben (d, d[1]). Diese Längswände treffen nicht immer aufeinander. Die nächstfolgende Teilungswand ist periklin, parallel zur Außenfläche des Antheridiums (e): dadurch wird jeder Kreisquadrant in eine äußere und eine innere Zelle zerlegt. Die Gesamtheit der äußeren Zellen liefert die Wandung des Antheridiums; aus den inneren Zellen entstehen die Spermatozoidenmutterzellen. Noch bevor diese Teilung im obersten Stockwerk vor sich gegangen ist, haben sich die unteren Antheridialzellen schon weiter zu teilen begonnen. Die innere Zelle jedes Stockwerks zerfällt durch drei aufeinander senkrecht stehende Wände in acht ungefähr würfelförmige Zellen (f, f[1]). Während dann der soeben geschilderte Teilungsprozeß sich auch in den oberen Stockwerken vollzieht, schreitet die Teilung in den neuen unteren Zellen in gleicher Weise weiter, so daß ein System von tesseralen Zellen entsteht, welche schließlich die Spezialmutterzellen für die Spermatiden (Spermatozoidmutterzellen) abgeben (g, g[1]). Die Scheidewände der einzelnen Zellen treffen fast stets aufeinander, so daß diese kontinuierliche Reihen bilden; nur an dem gebogenen Rande der Antheridien ist die regelmäßige Anordnung der Zellen hier und da unterbrochen. Auch lassen sich der immer feiner werdenden Wände wegen die ursprünglicheren Mutterzellen in spätern Entwicklungsstadien meist noch deutlich verfolgen.

Gleichzeitig mit den Antheridialzellen teilen sich auch die Wandzellen, indessen nur durch solche Wände, die auf dem Umfang senkrecht oder wenig schief stehen (f, g), so daß die Wandung stets einschichtig bleibt. An der Spitze des Antheridiums ist die Wandung in ein zapfenartiges Gebilde vorgezogen (g), das in den Halskanal vordringt. Die Stielzelle, die zu Anfang der Antheridiumentwicklung gebildet wurde, hat sich während dieser Vorgänge ebenfalls geteilt: durch Querwände ist sie in 5—6 Stockwerke zerfallen, von denen die obersten durch Längsteilung wieder 2—4 Zellen bilden können (f, g).

Gleichzeitig mit dem Antheridium wächst auch das umliegende Gewebe. Indem dessen Zellen sich rascher vermehren als diejenigen des Antheridiums, besonders durch perikline Wände, wächst es rasch über die Geschlechtsorgane hinaus, so daß diese gleichsam in das Rezeptakulum hineinversenkt werden. Das Gewebe desselben schließt über den Antheridien wieder zusammen und läßt nur einen engen, kanalförmigen Hohlraum frei, durch den später die Spermatozoiden entleert werden. Die diesem Kanal zunächst gelegenen Oberflächenzellen der Scheibe bilden durch rascheres Wachstum eine kegelförmige Hervorragung (Fig. 6); die epidermalen Randzellen, welche an den Kanal anschließen, teilen sich 2—3 mal durch bloß antikline Wände, wodurch eine Art Spaltöffnung entsteht (s. oben). Die Luftkammern werden schon mit den Antheridien angelegt, in ähnlicher Weise wie am Thallus (Fig. 14 B); das starke Dickenwachstum und die dichte Stellung

der Geschlechtsorgane aber bewirken weiterhin eine abweichende Ausbildung, indem sie nach unten etwas kegelförmige Gestalt annehmen (Fig. 6). Auch die Atemöffnungen entwickeln sich nicht wie diejenigen des Thallus; wohl tritt wie dort die Epidermis über die Oberfläche der Scheibe etwas hervor; doch werden nur 3—4 Ringe gebildet, die beinahe übereinanderliegen (Fig. 6 D). Dagegen werden Zellen vom basalen Ring aus nach innen abgesondert.

Die Wände des Antheridiums liegen den Seitenwänden der flaschenförmigen Vertiefung im Rezeptakulum nicht allseitig an, so daß, besonders an der Basis, ein freier Raum übrig bleibt. Bei reifenden Antheridien wachsen einzelne Zellen vom Grunde aus in denselben hinein und werden zu einzelligen, keulenförmigen Paraphysen, die nach Form und Inhalt vollständig den Schleimpapillen am Vegetationspunkt des Thallus gleichen.

Die Spermatogenese (Taf. XII, 11—24) verläuft bei *Fegatella* im allgemeinen in der gleichen Weise, wie von Ikeno vor kurzem für *Marchantia polymorpha* beschrieben wurde[1]). Das Zytoplasma der tesseralen Antheridialzellen weist eine größere Zahl kleinerer und größerer Vakuolen auf. Der Kern ist von demselben scharf abgesetzt; in seinem Innern sind mehrere dunkle Körperchen zu sehen, während ein größerer Nukleolus stets fehlt, wahrscheinlich weil die Kerne in fortdauernder Teilung begriffen sind. Die Teilung eines Kernes wird dadurch eingeleitet, daß sich eine schnabelartige Verlängerung desselben bildet (11). Etwas später hat er eine mehr regelmäßige, längliche Form angenommen; an den beiden Enden zeigt sich je eine Spindel mit feinen Fasern (12), deren Pole sich im Zytoplasma, nur in geringer Entfernung von der Kernmembran, befinden. Die dunkeln Körperchen, die Chromatinkörperchen, haben die Mitte des Kernes eingenommen. Der Umriß des letztern verliert sich; die Spindelfasern reichen bis in die Mitte, und die Chromosomen, acht an der Zahl, ordnen sich zur Äquatorialplatte an. Es sind kurze, dicke Gebilde, welche sich alsbald in die Richtung der Fasern stellen (13). Es erfolgt nun ihre Teilung, worauf die Tochterchromosomen gegen die Pole rücken (14). Auf dem nächsten Stadium sehen wir die zwei Tochterkerne fertig gebildet; sie entsprechen in ihrem Bau dem anfangs beschriebenen Kern (15). Zentrosomen konnte ich an den Spindelpolen der beschriebenen Prä-

---

[1]) Ikeno, Beitr. z. Kenntnis d. pflzl. Spermatogenese: Die Spermatog. v. *March. pol.* Bot. Zentr., Beih. XV. 1903. p. 65 88. Als das günstigste Material für die Untersuchung der Chromosomen erwies sich solches, das mit 96 % Alkohol fixiert worden war. Die Objekte wurden in Schnitte von 3 μ zerlegt und mit Delafields Hämatoxylin gefärbt; indessen ergaben auch schon 6 μ dicke Schnitte ganz günstige Bilder. Für das Studium der Zentrosomen wurde Material mit der schwächeren Flemmingschen Lösung fixiert und nach Zerlegung in 3—6 μ dicke Schnitte mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbt, mit und ohne Vorfärbung, ferner auch das Flemmingsche Dreifärbungsverfahren angewendet. Es gelang mir aber nicht hiermit sehr befriedigende Resultate zu erzielen.

parate, die mit Alkoholmaterial hergestellt werden waren, keine wahrnehmen; da ich sie aber bei der Bildung der Spermatozoiden habe konstatieren können, so zweifle ich nicht daran, daß sie sich hier schon finden. Auch stimmt die Ausbildung des Kerns mit der von Ikeno bei *Marchantia* beschriebenen überein, wo dieser Forscher sie beobachten konnte. Nach ihm tritt das Zentrosom zuerst in dem Schnabelfortsatz des Kerns auf (11); es durchbricht die Kernmembran und teilt sich in zwei, welche sich voneinander entfernen und an die entgegengesetzten Seiten des Kerns begeben. Eine radiale Anordnung von Strahlen um den Spindelpolkernen konnte ich ebenso wenig wie Ikeno wahrnehmen, dagegen eine etwas hellere Partie im Zytoplasma. Im Asterstadium konnte Ikeno die Zentrosomen nur noch gelegentlich erkennen; im Dispirem waren sie verschwunden.

Ikeno hat auch als erster nachgewiesen, daß die Spermatozoiden von *Marchantia polymorpha* nicht direkt aus den tesseralen Zellen des Antheridiums hervorgehen, sondern daß letztere vorher eine diagonale Teilung erfahren, ohne daß eine Scheidewand zwischen den beiden Tochterzellen gebildet wird. Erst diese sind die eigentlichen Spermatiden oder Spermatozoidenmutterzellen, so daß die tesserale Antheridialzelle als Mutterzelle der Spermatiden, nicht der Spermatozoiden, betrachtet werden muß. Ganz dieselbe Entstehung haben die Spermatozoiden von *Fegatella*. Bei der Bildung der Spermatiden nimmt die Spindelachse in der würfelförmigen Zelle des Antheridiums eine schiefe, diagonale Stellung ein (16), statt wie bei den frühern Teilungen mit einer Wandung parallel zu sein. Der Modus der Kernteilung stimmt im übrigen mit demjenigen bei Bildung der Antheridialzellen überein. Ist die Zellteilung vollzogen, so zeigen die Plasmamassen Dreiecksform mit abgerundeten Ecken (18). Das Zentrosom ist zunächst im rechten Winkel gelegen, wo es sich bei der Teilung befunden hat. Dann rückt es in einen der spitzen Winkel des Dreiecks; hierbei kommen die Zentrosomen, welche den beiden Schwesterspermatiden angehören, nebeneinander oder einander entgegengesetzt zu liegen (19). Nun strecken sie sich in Länge; sie sind dabei der Oberfläche der Plasmamasse dicht angeschmiegt (20). Wie bei *Marchantia* tritt in diesem Stadium ein ziemlich großer, rundlicher Körper auf, der die gleiche Färbung wie das Zentrosom aufweist, aber nie in einer Zellecke gelegen ist. Dieser Körper ist, nach der Bezeichnungsweise Ikenos, der „chromatoide Nebenkörper“ [1]). Nunmehr rundet sich die Spermatide ab. Es bildet sich zwischen Zentrosom und Kern ein Verbindungsstück aus, bei dessen Aufbau wahrscheinlich der chromatoide Nebenkörper beteiligt ist; wenigstens nimmt er an Größe ab (21). Der Kern verlängert sich und wird schmal und bogenförmig. Vom Zentrosom aus werden zwei lange Zilien gebildet, die zunächst dem Plasmakörper dicht anliegen und ihn umfassen (22). Dieser schwindet immer mehr zusammen; eine

---

1) Ikeno, l. c., p. 78.

Zeit lang bleibt er noch als dürftiger Rest am hintern Ende des entstandenen Spermatozoids haften (23), um schließlich ganz zu verschwinden.

Die fertigen Spermatozoiden bestehen aus einem dickern, 13—20 μ langen Körper und zwei etwa doppelt so langen, feinen, fadenförmigen Zilien[1]). Der Körper ist leicht spiralig gewunden (24).

Unmittelbar vor der Entleerung aus dem Antheridium sieht man je zwei Spermatozoiden noch gerollt und dicht nebeneinander in einer Zelle eingeschlossen. Bei der Reife werden diese Spermatidenmutterzellen, nicht die einzelnen Spermatozoiden, herausgepreßt. Erst außerhalb des Rezeptakulums werden diese durch Auflösung der einschließenden Wandung frei.

Die Entleerung der Antheridien findet in einer für *Fegatella* sehr charakteristischen, von *Marchantia* abweichenden Weise statt. Wird ein Wassertropfen auf eine reife Antheridienscheibe von *Marchantia* gebracht, so breitet sich derselbe rasch über deren Oberfläche aus und erscheint alsbald milchig getrübt[2]); bei mikroskopischer Untersuchung ergibt sich, daß der Tropfen eine Unzahl noch geschlossener Spermatidmutterzellen enthält. Wird der gleiche Versuch mit *Fegatella* ausgeführt, so bleibt der Tropfen liegen, ohne sich zu trüben, oder er wird rasch aufgesogen. Bringt man dagegen über reifen Rezeptakeln ein Deckglas oder einen Objektträger an, in einer Entfernung bis auf 4 cm vom Thallus entfernt, so kann man nach einiger Zeit auf demselben einen milchigen Tropfen beobachten, der sich voller Spermatozoiden erweist. Es hat also eine explosive Entladung des Antheridieninhalts stattgefunden[3]).

Ich versuchte die Bedingungen festzustellen, welche die Entleerung der Antheridien verursachen oder befördern. Es ergab sich, daß die Entladungen besonders zahlreich erfolgen, wenn die Pflanzen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt werden. Ein Thallusrasen wurde um $^1/_2 4^h$ aus dem Schatten an die Sonne gebracht. Von bloßem Auge oder mit der Lupe konnte zunächst keine Entleerung wahrgenommen werden. Sodann wurde in einer Höhe von 2 cm über der Pflanze ein Objektträger angebracht. Im Verlaufe von zwei Stunden war er über und über mit milchigen Tropfen bespritzt, welche alle Spermatozoiden enthielten. An trüben Tagen und im Schatten konnten ebenfalls Explosionen konstatiert werden, wenn auch weniger zahlreich als im Sonnenlicht; selbst im Dunkeln fanden vereinzelte Entladungen statt. Nach Cavers sollen solche beim Überführen

[1]) Besonders deutlich treten die Zilien an solchen Objekten hervor, die man auf dem Objektträger eintrocknen ließ und mit Fuchsin (= Methylgrün) färbte.

[2]) Strasburger, Bot. Praktikum. IV. Aufl. 1902. p. 483.

[3]) Ein ähnliches Ausspritzen des Spermatozoidenkreises ist meines Wissens noch bei keiner anderen *Marchantiacee* beobachtet worden. Dagegen erwähnt Göbel eine ähnliche Erscheinung für *Frullania* (Org. pag. 238, Anm.). Bei *Fegatella* hat zuerst Cavers (1902) die explosive Entladung beobachtet (Explosive discharge of Antherozoids in Feg. con. Ann. of Bot. XVII. p. 270).

der Pflanzen vom Schatten an die Sonne augenblicklich stattfinden, zuerst in rascher Aufeinanderfolge, nach einigen Minuten etwas langsamer, worauf sie ganz eingestellt werden. Es gelang mir nicht, diese Beobachtung bestätigen können, obwohl ich den Versuch mit vielen Thallusrasen, mit Rezeptakeln in allen möglichen Reifezuständen, wiederholt habe. Dagegen konnte ich konstatieren, daß große Bodenfeuchtigkeit die Entleerung der Antheridien fördert. Hält man die eine von zwei sonst vom gleichen Rasen stammenden Kulturen feucht, so ergibt sich bald, daß nach einer bestimmten Zeit bei ihr viel zahlreichere Entladungen stattgefunden haben. Es scheinen mir daher für das Ausspritzen des Spermatozoidenbreies zwei Bedingungen notwendig zu sein: Feuchtigkeit und Wärme. Die Wirkung der Insolation bei den Versuchen läßt sich auf die stärkere Erwärmung zurückzuführen. In der freien Natur kann das Sonnenlicht wegen des ausschließlichen Vorkommens an schattigen Standorten für die Entladung der Antheridien von *Fegatella* sowieso nicht inbetracht kommen.

Wenn wir die Frage nach dem Mechanismus des Entleerungsvorgangs zu beantworten suchen, so müssen wir nicht nur die Antheridienwandung, sondern auch das zwischen den Antheridien befindliche Gewebe inbetracht ziehen. In diesem sind zahlreiche Schleimzellen enthalten. Von dem Vorkommen des Schleims in den Rezeptakeln kann man sich schon makroskopisch überzeugen; führt man durch ein solches einen Schnitt, so bleibt auf dem Messer eine milchige Flüssigkeit liegen, die sich durch ihre fadenziehende Eigenschaft und durch die Färbung mit Methylenblau als schleimhaltig zu erkennen gibt (sie ist getrübt durch Spermatidenmutterzellen). Unter Umständen, welche eine starke Transpiration begünstigen, also bei bedeutender Wärme und genügender Bodenfeuchtigkeit wird ein lebhafter Transpirationsstrom hervorgerufen: der Schleim absorbiert einen Teil des aufsteigenden Wassers, und es tritt eine merkliche Volumenvergrößerung ein. Dieselbe bewirkt ein Zusammenpressen des Antheridiums, das gestreckt und in den Mündungskanal vorgeschoben wird, was um so eher geschehen kann, als die Antheridienwandung am Scheitel einen leicht zugespitzten Zapfen bildet. Da auch in ihren Zellen selbst ein hoher Turgor herrscht, besonders im basalen Teil, wo die Paraphysen wasseranziehend wirken, wird der Spermabrei zusammengedrückt: es kommt zu einer wachsenden Spannung, bei deren plötzlicher Auslösung ein einmaliges, momentanes Herauspressen des gesamten Inhalts erfolgt. Der ganze Vorgang wird leicht verständlich, wenn man ihn mit der Wirkungsweise eines „Spray"-apparates vergleicht: die Antheridienwandung entspricht der Wand des Gummiballs, welcher mit der Hand zusammengedrückt wird; diese ist durch das schleimhaltige Zwischengewebe ersetzt, und das Spritzrohr wird dargestellt durch den zapfenartigen Fortsatz des Antheridiumscheitels einerseits und den ganzen, auf einer hervorragenden Papille endenden Mündungskanal

anderseits[1]). Nachdem die Wand gesprengt ist, wird auch der Inhalt einzelner Antheridiumwandungszellen selbst mit den Spermatidenmutterzellen herausgespritzt; regelmäßig findet man in der ausgeworfenen Masse eine größere Anzahl von Chlorophyllkörnern liegen[2]).

Nach der Entleerung liegen die Wände der Antheridien als schlaffe, leere Schläuche in den Gruben des Rezeptakulums. Öfters zeigen sie sich im Querschnitt gestreckt (Fig. 6 C, e); dies ist darauf zurückzuführen, daß bei der Volumenzunahme durch Quellung der Druck in der einen Richtung etwas größer war als in der andern. Auch sind die Wände der Zellen des Zwischengewebes meist zerrissen.

### B. Archegonienstände und Archegonien.

Die Archegonienstände werden in gleicher Weise angelegt wie die männlichen Rezeptakeln; beide sind daher auf den frühesten Entwickelungsstufen einander sehr ähnlich (Fig. 6 A, Fig. 8 A). Indessen findet die Bildung des weiblichen Standes aus der Winterknospe noch nicht bei der Wiederaufnahme der Lebensprozesse, sondern erst nach der Aussaat der Sporen statt, also Ende April oder Anfang Mai. Sie ist alsdann bereits zu einem ziemlich entwickelten Sproß herangewachsen. Untersucht man aber die Sprosse näher, die aus einer einzigen Winterknospe entstanden sind, so findet man die gleiche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Sexualsprosse wie bei den ♂ Pflanzen; nach einer doppelten Gabelung sind die fertilen Sprosse immer die innern (Fig. 5 D). Treten die Archegonienstände erst bei der dritten Verzweigung auf, so werden sie auch dann nach innen angelegt. Abweichungen, die ziemlich häufig vorkommen, lassen sich bei genauer Prüfung immer auf die ungleiche Entwicklung oder unterbliebene Weiterbildung einzelner Sprosse zurückzuführen. So erscheinen wegen stärkeren Wachstums des sterilen Sprosses die Archegonienstände wie die Antheridienscheiben als seitliche Auspressungen (Fig. 5 E). Die Ursache dieser Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der ♀ Rezeptakeln ist dieselbe wie bei den ♂ Pflanzen (vgl. p. 344).

Die Archegonien werden, den Antheridien entsprechend, auf der dorsalen Seite des ganz jungen Rezeptakulums, dicht hinter den Vegetationspunkten, angelegt. Hierauf tritt aber ein lebhafteres Breitenwachstum an der oberen Wölbung desselben ein; die Zellen werden so am Rande bedeutend größer und zeigen jetzt im Längsschnitt durch den Stand einen fächerförmigen Verlauf. Die Scheitelzellen selbst sowie die hinter ihnen liegenden Archegonienanlagen werden dadurch zunächst an

---

[1]) Göbel vergleicht in seiner Organogr. (p. 238) den Entleerungsmechanismus der Lebermoosantheridien überhaupt mit einem Sprayball; bei *Fegatella* ist aber die Analogie eine viel weitgehendere, da hier ein wirkliches Ausspritzen erfolgt.

[2]) Sie erleichtern wegen ihrer Färbung das Aufsuchen der beinahe farblosen Spermatozoiden unter dem Mikroskop außerordentlich.

den seitlichen Rand des Rezeptakulums gerückt (Fig. 8A); da das stärkere Wachstum auf der Oberseite immer noch fortdauert, gelangen sie weiter auf die Unterseite und kommen schließlich in eine schmale Rinne zu liegen, in deren innersten Winkel die Scheitelzellen wahrnehmbar sind (Fig. 8B, Fig. 9f). Der ganze Archegonienstand hat so eine hutförmige Gestalt angenommen; der basale Teil desselben, in welchem verhältnismäßig nur wenig Zellteilungen stattfanden, ist zum Stiel des Hutes geworden.

Die ♀ Rezeptakeln sind wie die Antheridienstände das Ergebnis einer dreimaligen Gabelung des ursprünglichen Sprosses. Daher werden auch die Archegonien ziemlich gleichzeitig an

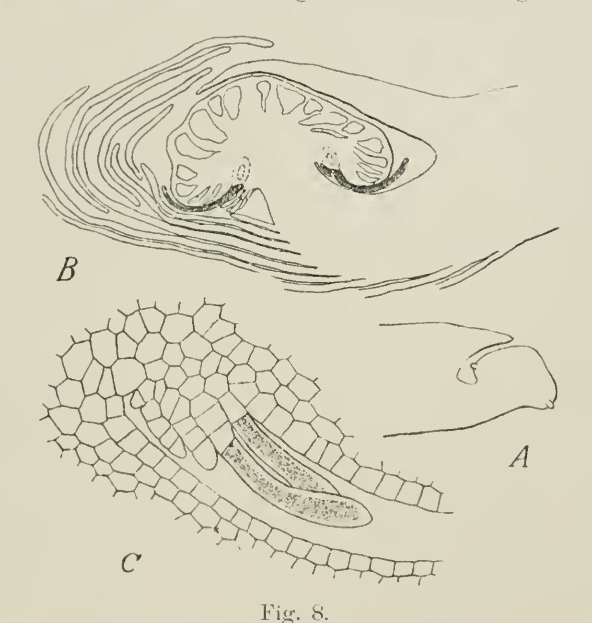



Fig. 8.
Archegonienstand. A. Ein frühes Stadium der Entwicklung 50/1. B. Zur Zeit der Archegonienreife 38/1. C. Hutrinne mit Schleimpapillen 220/1. Die Archegonhälse schraffiert.

allen acht Scheiteln des Standes angelegt, je eines hinter einem Vegetationspunkt, seltener zwei. Sie sind ungefähr gleich weit voneinander entfernt: nur diejenigen, welche der Medianen der rückwärts gerichteten Seite zunächst liegen (auf der Medianlinie selbst werden keine Archegonien gebildet), sind etwas weiter voneinander entfernt (Taf. XII, 2, 3). Sie finden sich auf den beiden äußersten Sprossen des zur Scheibe abgerundeten Gabelungssystems. An einem Hut mit reifen Archegonien ragen die Hälse derselben über den Rand hinaus. Sie liegen in schwachen Einbuchtungen, die dadurch entstanden sind, daß an den Stellen, wo die Archegonien und Scheitelzellen am jungen Rezeptakulum lagen, die Umkrümmung nach unten eine gesteigerte, raschere war: die steril bleibenden Partien, die den verwachsenen Seiten-

lappen der ursprünglichen Einzelsprosse entsprechen, sind deshalb etwas mehr nach außen gewölbt. Nur die beiden äußersten Lappen des Sproßsystems sind noch deutlicher einzeln zu erkennen; da die basalen Partien allein miteinander verschmolzen, blieb am Rande eine Bucht, die aber notwendigerweise steril sein muß (Taf. XII, 2, 3).

Wenn wir die Archegonienstände von *Fegatella* mit den bekannten ♀ Rezeptakeln von *Marchantia polymorpha* vergleichen, so finden wir im wesentlichen vollständige Übereinstimmung. Die Schirmstrahlen, die für *Marchantia* so charakteristisch sind und in der Zahl neun auftreten, entsprechen in ihrer Lage den Ausbuchtungen des Hutes von *Fegatella*; sie liegen zwischen den Archegongruppen und neben den beiden hintern derselben gegen die Mediane zu. Ein junges ♀ Rezeptakulum von *Marchantia*, an welchem die Schirmstrahlen erst als schwache Wölbungen des Randes ausgebildet sind, weist in dieser Beziehung die größte Ähnlichkeit mit dem Archegonienstand von *Fegatella* auf.[1] Die Unterschiede sind, was die Entstehung des Hutes anbetrifft, sekundärer Natur. Bei *Marchantia* beträgt die Zahl der Archegonien, welche in einer Bucht zwischen den Schirmstrahlen auftreten, 14 und mehr, die in akropetaler Reihenfolge angelegt werden, während an deren Stelle bei *Fegatella* ein einziges Archegonium auftritt. Es ist aber durchaus nicht selten, daß auch hier zwei Archegonien an einem Sproßscheitel vorkommen, ihre Entstehungsfolge ist dann ebenfalls akropetal (doch gelangt später nur eines zur Weiterentwicklung). Daß bei *Marchantia* im Hutstiel zwei Rinnen, bei *Fegatella* nur eine auftreten, ist kein unterscheidendes Merkmal von Bedeutung.

Wenn die morphologische Deutung des Hutes bisher Schwierigkeiten bereitet hat,[2] so liegt der Grund darin, daß nicht immer acht Archegonien in so deutlichen Scheitelbuchten angelegt werden, sondern öfters nur 5—7, am meisten indessen sechs. Damit verändert sich auch die Form des Hutes; er ist 5—7 eckig, wodurch die Ähnlichkeit mit *Marchantia* gestört ist. Der Grund für diese Reduktion der Archegonien ist nicht schwer zu finden. Wir wissen, daß beim Thallus oftmals die Weiterbildung eines Sprosses unterbleibt oder zwei Schwestersprosse sich in ihrer Verzweigung und Entwicklung sehr verschieden verhalten (Fig 5E). In gleicher Weise können bei der Anlage des ♀ Rezeptakulums eine oder mehrere Gabelungen unterbleiben; das Resultat ist dann ein Sproßsystem mit 5—7 statt acht Scheiteln.

Der Archegonienstand ist an der Oberseite wie in den Randpartien der Unterseite von einer großen Zahl mehr oder weniger tiefen Luftkammern durchzogen (Fig. 8B), welche durch Wände aus einer Zellschicht voneinander getrennt sind. Sie münden

[1] Vgl. Fig. 13 in Kny, l. c., p. 382, die ein junges, ♀ Rezeptakulum von unten gesehen darstellt (nach Leitgeb), mit unserer Taf. XII, 3.

[2] Vgl. Leitgeb, Unt. d. Lebern. VI. und Schiffner in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenform., Hepat., Lief. 91, p. 35.

nach außen mit einer Atemöffnung, die übereinstimmt mit den Spaltöffnungen der Antheridienscheiben und ihre Ausbildung ähnlichen Druckverhältnissen verdankt. Assimilationszellen, wie sie in den Luftkammern des Thallus oder der ♂ Rezeptakeln vorhanden sind, fehlen zur Zeit der Archegonienreife; dies beruht wohl darauf, daß der Hut dann noch im Thallus eingeschlossen ist. Dagegen kommen vereinzelte Chlorophyllkörner bereits in allen Zellen der Kammerwände vor. Das übrige Gewebe des Hutes ist typisches interstitienloses Gewebe; in der Nähe der Luftkammerschicht treten Schleimzellen auf. Auf der Unterseite des Archegonienstandes, zwischen Hut und Stiel, finden sich die für wachsende Scheitel charakteristischen Schuppen und Schleimpapillen (Fig. 8C); sie werden später durch zahlreiche Rhizoiden ersetzt, welche vom basalen Teil des Hutes aus ihren Ursprung nehmen. Der Stiel ist rundlich und besitzt an der gleichzeitigen Unter- und Vorderseite eine Rinne, welche die Fortsetzung von der Thallusmittelrippe bildet. Dementsprechend entspringen aus seiner der Höhlung zugekehrten Epidermis Rhizoiden, welche sie der Länge nach durchziehen. Bei ganz jungen Hüten fehlen sie noch, wie ja auch an sterilen Sprossen im vordersten Teil anfangs keine Wurzelhaare auftreten.

Die Bildung und Entwicklung der Archegonien erfolgt im wesentlichen wie bei *Marchantia polymorpha*[1]. Einzelne Zellen der Oberfläche des jungen Rezeptakulums, die Randzellen des zweiten dorsalen Segmentes, wölben sich nach außen vor und bilden ungefähr in der Höhe der Hutoberfläche eine Querwand, wodurch die Archegonmutterzelle abgetrennt wird (Fig. 9a). Diese Zelle vergrößert sich in radialer Richtung des Hutes, und es tritt eine zweite Querwand auf, welche eine untere Zelle, die Stielzelle, von der oberen trennt. Letztere wird zum eigentlichen Archegonium (b). Durch drei sich unter spitzem Winkel schneidende Längswände wird sie zunächst in zwei peripherische und eine mittlere, gleichseitig dreieckige, zerlegt (d'). Diese zerfällt durch Bildung einer Querwand in der Nähe des Scheitels in eine Deckel- und eine Innenzelle (c); gleichzeitig vermehren sich die peripherischen Zellen auf sechs, indem in jeder eine Längswand entsteht (d). Nunmehr erfolgt eine Querteilung ungefähr in halber Höhe des ganzen Archegoniums, wodurch zwei Stockwerke entstehen; die Zahl der Wandzellen beträgt jetzt 12, während die Innenzelle in zwei Zellen gesondert ist (d). Von diesen wird die untere, die sekundäre Zentralzelle, zum Bauchteil des Archegoniums; aus der oberen werden die Halskanalzellen gebildet. Das untere Stockwerk des peripheren Teils gibt die Bauchwandung ab; die oberen Zellen, in denen von nun an einzig noch Querteilungen auftreten, werden zum Hals, dessen Wandung demnach aus sechs Längsreihen besteht. Am Aufbau desselben ist indessen auch die Deckelzelle beteiligt. Sie teilt sich

[1] Strasburger, D. Geschlechtsorg. u. d. Befr. v. *March. pol.*, p. 416. Kny, Bau u. Entwicklg. von *March. pol.* p. 384.

nach Art einer dreiseitigen Scheitelzelle; es werden Segmente abgegeben, die sich unter einem Winkel von 60° schneiden. f stellt die Scheitelpartie eines mittleren Entwicklungsstadiums des Archegoniumhalses dar: der Kern der Deckelzelle hat sich bereits geteilt; es ist aber das Segment noch nicht durch eine Zellwand abgetrennt. Ist dies geschehen, so wird dasselbe durch eine radiäre Wand in zwei Zellen zerlegt, so daß der Querschnitt durch

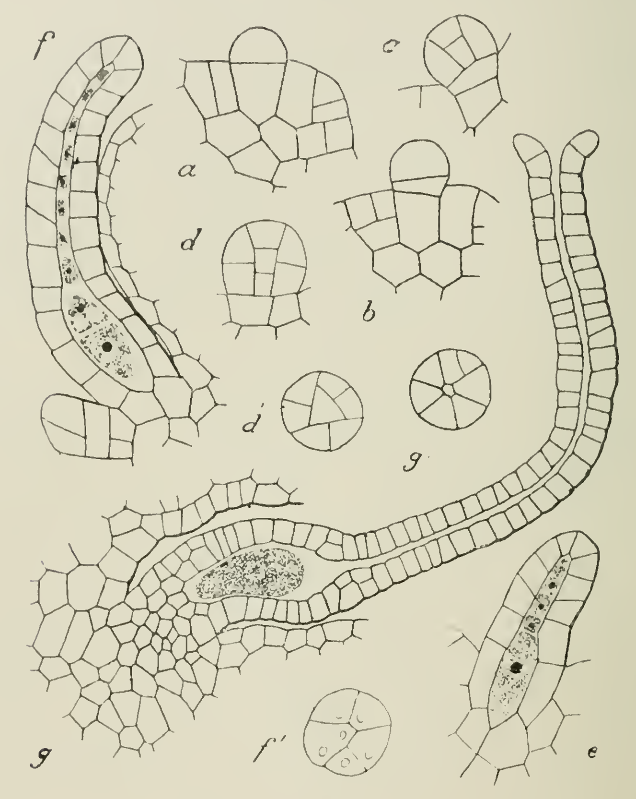



Fig. 9.
Entwicklung des Archegoniums. Die Querschnitte sind mit d. gleichem Buchstaben bezeichnet wie d. zugehörigen Längsschnitte. g' Hals-, f' Scheitelpartie des Halses; die Endzelle sondert soeben ein Segment ab (Kernteilung) a—f. $^{400}/_{1}$, g. $^{220}/_{1}$.

den Hals alsdann deren sechs, statt fünf wie in der Figur, aufweisen würde. Da im Hals ein starkes interkalares Wachstum stattfindet, so treten auch Querwände auf, welche die Zahl seiner Stockwerke stets erhöhen. Im reifen Archegonium beträgt dieselbe bis 32, also mehr als bei allen anderen *Marchantiaceen*; [1])

[1]) Vgl. Janczewski, Vgl. Untersuch. üb. d. Entwicklungsgesch. der Archegonien. (Bot. Zeit. 1872. p. 377 ff.)

den Abschluß bildet die kleine Deckelzelle. Abweichungen vom normalen Aufbau des Halses kommen nicht selten vor: in einzelnen Zellen der sechs Längsreihen kann eine neue radiäre Wand gebildet werden, oder es wird eine Wand so angelegt, daß sie eine der Seitenwände mit der peripheren verbindet (g'). Im basalen Teil kommt es oft zur Bildung von periklinen Wänden, so daß dort die Halswand zweischichtig ist (g). Meist zeigt ferner der Verlauf der Längsreihen eine geringe Drehung um die Achse des Halses.[1]) — Die Teilungen, die in der Halskanalzelle bei der Entwicklung des Archegoniums stattfinden, gehen mit denjenigen in der Halswandung nicht parallel. Es entstehen im ganzen acht Zellen, zwischen denen aber keine Zellwände ausgebildet werden (e, f).

Während der Bildung des Halses sind auch weitere Teilungen im untersten Stockwerk, das an die Stielzelle grenzt, vor sich gegangen. Die mittlere Zelle hat sich in eine untere, die Eizelle, und eine obere, die Bauchkanalzelle, getrennt, ohne daß aber zwischen beiden eine Wandung eingeschaltet worden wäre. Die ursprünglichen sechs Außenzellen haben, dem größeren Querdurchmesser der wachsenden Zentralzelle entsprechend, sowohl Quer- als Längsteilungen erfahren, so daß die aus derselben hervorgegangenen Zellen von einer vielzelligen, aber meist einschichtigen Wand umgeben sind. (g).

Aus der Stielzelle geht durch Teilung in verschiedenen Richtungen ein massiger Gewebekörper hervor, der nach oben hin die Bauchwandung des Archegoniums vervollständigt (g).

Während das Archegonium bei seiner Anlage noch über den Umfang des Hutes hervorragte, ist der untere Teil, der Archegoniumbauch und die basale Partie des Halses, gleich den Antheridien, durch stärkeres Wachstum des umliegenden Gewebes in eine Grube hinein zu liegen gekommen (Fig. 8 B, 9 f, g, Taf. XII, 3). Durch die Mündung derselben führt der Archegoniumhals nach außen, so daß sein Ende sich in der schmalen Rinne zwischen Thallus und Hutrand befindet. In der Einbuchtung, die dieser an der betreffenden Stelle besitzt, bohrt er sich vermöge seines Spitzenwachstums gleichsam weiter; vielleicht ist im Zusammenhang damit die Torsion zu erklären. Hat er den äußersten Teil des Hutes erreicht, so richtet er sich nach oben, wodurch er die zur Aufnahme der Spermatozoiden günstigste Lage erreicht. Diese Krümmung ist bedingt durch ein ungleiches Wachstum des Halses an der obern und untern Seite. Man findet auf der Konvexseite des aufgebogenen Halses längere Zellen als auf der oberen, konkaven; auch treten dort nicht selten Wände auf, denen auf der anderen Seite keine entsprechen.

---

[1]) Eine ähnliche Torsion wurde bei *March. polym.* von Strasburger beobachtet (l. c. p. 417). Gayet bildet eine solche ab für *Sphagnum* und *Liochlaena* und erwähnt sie für *Pellia* (Recherches sur l. développ. de l'Archég. chez les Muscin. Ann. d. scienc. nat. Sér. VIII. bot. T. 3. 1897. Taf. 9 u. 10. p. 198).

Die Reife der Archegonien wird dadurch vorbereitet, daß der genannte Inhalt der Halskanalzellen und der Deckelzelle sich zu einem Schleime verflüssigt, der aus einer peripheren, homogenen Schicht und einem körnigen, axilen Strang besteht. Auch die Bauchkanalzelle verschleimt: in Präparaten aus Alkoholmaterial kann man in ihr dann oft eine Schichtung erkennen, die derjenigen in den Schleimzellen des Thallus ähnlich ist. Der Inhalt der Eizelle zieht sich von der Membran zurück und wird zu einer Primordialzelle (g); zwischen ihr und der Bauchwandung tritt ebenfalls eine dünne Schicht aus Schleim auf.

### C. Die Befruchtung.

Die erste Phase des Befruchtungsaktes, das Eindringen der Spermatozoiden in den Archegonienhals. ist wegen ihrer Größe sehr leicht zu beobachten. An einem mit reifen Archegonien versehenen, vom Thallus losgelösten Hut sind die Archegoniumhälse schon von bloßem Auge als feinste, über den Hutrand hervorragende Papillen bemerkbar (vgl. Taf. XII, 2, 3). Durch Aufnahme von Wasser quillt der Schleim in dem Halse an; die Endzellen des letzteren weichen auseinander, und die Schleimmasse wird entleert. Man sieht öfters einen Teil der körnigen Substanz vor der Mündung liegen bleiben. Bringt man nun einen Tropfen mit Spermatozoiden hinzu, den man mittelst eines raschen Querschnittes durch einen reifen Antheridienstand erhalten hat, so sammeln sie sich sofort vor dem offenen Archegonhalse an und dringen zu mehreren in denselben ein. Die neu Ankommenden bleiben vor der Öffnung liegen, bewegen sich noch längere Zeit, 10—20 Min., immer an demselben Punkt, zuerst rasch, dann langsamer, bis sie schließlich jegliche Bewegung einstellen. Einzelne der in den Kanal eingedrungenen Spermatozoiden können in demselben stellenweise noch wahrgenommen werden; den eigentlichen Akt der Befruchtung, die Vereinigung von Spermatozoid und Eizelle, kann man aber der geringen Durchsichtigkeit des Archegoniumbauches wegen nicht mehr genau verfolgen. Wie bei *Marchantia polymorpha* [1]) sieht man auch bei *Fegatella*, daß bei Nichtbefruchtung der Halsteil des Archegoniums sich nicht schließt, sondern offen allmählich zugrunde geht. Bei befruchteten Archegonien schließt sich der Hals durch von oben nach unten schreitende Verengerung, und man kann lange Zeit einen noch lebenden und einen abgestorbenen, braunen Halsteil erkennen.

Die Überführung der Spermatozoiden von den männlichen auf die weiblichen Pflanzen soll nach Cavers durch den Wind stattfinden [2]). Dies erscheint mir indessen sehr zweifelhaft, da an den Orten, an denen *Fegatella* wächst, der Wind meist keinen Zutritt hat, so in Schluchten und Höhlen, wo die Pflanze oft reichlich fruktifizierend angetroffen wird. Bei dioecischen *Mar-*

[1]) Strasburger, Prakt. IV. Aufl. 1902. p. 485.
[2]) Cavers, l. c. p. 272.

*chantiaceen* geschieht nach Göbel die Übertragung der Spermatozoiden zu den Archegonien durch Regentropfen, welche auf die männlichen Rezeptakeln auffallen und über die weiblichen Pflanzen hingespritzt werden.[1]) Daraufhin weist nach ihm schon die Scheibenform der ♂ Infloreszenzen, deren Bedeutung darin liegt, daß ein Wassertropfen, der auf dieselben gelangt, sich rasch ausbreiten kann; beim Vorhandensein von reifen Antheridien entleeren diese ihren Inhalt, und durch einen neuen Wassertropfen wird der Spermatozoiden enthaltende weggespült. Für *Fegatella* kann diese Anschauung Göbels nicht zutreffend sein, da auf die Antheridienscheiben gelangendes Wasser sich nicht mit Spermatozoiden anfüllt: es ist oben gezeigt worden, daß diese durch eine explosiv erfolgende Entladung mehrere cm in die Höhe gespritzt werden. Damit wird für die Pflanze dasselbe erreicht wie bei *Marchantia* durch das Emporheben der ♂ Rezeptakeln auf langen Stielen. Göbel nimmt mit Recht an, daß die auf gestielte Scheiben auffallenden Regentropfen weiter abgespritzt werden als solche, die auf den Thallus niederfallen. Das Gleiche ist der Fall durch die Explosion bei *Fegatella*. Während aber bei *Marchantia* auch die ♀ Hüte lang gestielt sind, und so einen von nahen Antheridienständen abgespritzten Tropfen direkt auffangen können, sind bei *Fegatella* die Archegonienstände sitzend und im Thallus zur Zeit der Reife noch verborgen. Durch die momentane Entladung werden die Spermatozoiden weit weggespritzt und fallen irgendwo auf einen Thallus hinunter, möglicherweise auf einen weiblichen. Durch über denselben hinrollende Wassertropfen, die vom Regen oder vom Schaum des vorüberfließenden Baches herrühren, in einer Höhle von der Decke herabfallen, gelangen die einzelnen Spermatozoiden der Mittelrippe entlang an das Thallusende, an dem sich ein Hut mit reifen Archegonien befindet. Über die Scheitelbucht ragen wie an sterilen Sproßenden einzelne Schuppen schützend empor (Fig. 8 B); indem durch das Wachstum des Hutes das Thallusgewebe zu einem winzigen, blos an der etwas heller grünen Farbe und den etwas verzerrten Luftkammern kenntlichen Höcker aufgetrieben wurde, sind an der Seite desselben zwei Rinnen entstanden, die unter die Schuppen hinabführen. In diese Rinnen werden die Spermatozoiden geleitet; sobald der sie enthaltende Tropfen bei den Schuppen ankommt, wird er sofort durch Kapillarität eingesogen und gelangt so in den schmalen, den Hut umgebenden Hohlraum. Der Schleim des Archegoniumhalses quillt in das Wasser aus; die Spermatozoiden werden chemotaktisch angezogen und können nun die Befruchtung vollziehen. Die an der Hutbasis sich befindenden zahlreichen Schleimpapillen dienen dazu, den Wassertropfen mit den Spermatozoiden lange Zeit festzuhalten; es ist dies sowohl für die Archegonien wie für die längere Erhaltung der Spermatozoiden von größter Wichtigkeit, um so mehr, als *Fegatella* dioecisch ist und nur

[1]) Göbel, Org., p. 310.

wenige Archegonien in einem Hute. 5—8. ausgebildet werden[1]). Die Bedeutung der Schleimpapillen als wasserhaltende Organe wird übrigens durch ihr dichtes Beisammenstehen infolge Kapillaritätswirkung noch erhöht[2]).

Wären nach der Entleerung aus dem Antheridium die Spermatozoiden auf den eigenen männlichen Thallus niedergefallen, so wäre es trotzdem sehr wohl möglich, daß sie durch Regen oder Gischt auf eine weibliche Pflanze hinübergeschwemmt werden. Dies ist dann der Fall, wenn männliche und weibliche Pflanzen dicht beieinander oder durcheinander wachsen, wie das ja häufig beobachtet wird. Ebenso oft aber findet man sie weit getrennt voneinander, und doch kann man reichliche Fruktifikation wahrnehmen. In solchen Fällen werden der Regen oder das Wasser des Baches nur noch ausnahmsweise die Vermittler der Befruchtung sein; wahrscheinlicher ist, daß hier Tiere die Übertragung der Spermatozoiden besorgen, wie Kienitz-Gerloff[3]), Gayet[4]) und Göbel[5]) für andere Moose angenommen haben. Tatsächlich kann man, besonders im Frühjahr und Sommer, allerlei kleine Tiere, wie Spinnen und Käfer, über die Moosrasen hinkriechen sehen; sie finden in der Tierwelt, die sich zwischen den Rhizoiden und den übereinander liegenden Thallusschichten, von denen die unteren am Absterben sind, aufhält, reichliche Ausbeute[6]). Kriechen sie über den Thallus hin, auf dem ein ausgespritzter Tropfen mit Spermatozoiden liegt, so beladen sie sich mit demselben, schleppen ihn mit und streifen dieselben an einem weiblichen Thallus möglicherweise ab. Daß eine Übertragung durch Tiere wirklich stattfinden kann, zeigt folgende Beobachtung: An einem männlichen Thallus mit reifen Antheridien hatte eine kleine Spinne ihr Netz in einer Höhe von 1—2 cm über den Scheiben gesponnen, indem sie die Fäden an aufgerichteten Sprossen befestigt hatte. An diesen Fäden hingen eine große Anzahl kleinerer und größerer milchiger Tröpfchen, die alle voll Spermatozoiden waren. Wenn die Spinne den Fäden entlang kroch, so schleppte sie diese Tröpfen notwendigerweise mit sich und streifte sie an dem Thallusende, wo sie den Faden befestigt hatte, ab. Wenn männliche und

[1]) In einem Spermatozoiden enthaltenden Tropfen, der auf einen Objektträger ausgeworfen wurde, hörte alle Bewegung nach drei Stunden auf; wahrscheinlich vermögen sich aber einzelne Spermatozoiden länger zu erhalten. Im Moment des Ausspritzens ist ein großer Teil der Spermatozoiden noch unbeweglich in den Spermatidmutterzellen; indem sie erst später und ungleichzeitig zu schwärmen beginnen, ist dafür gesorgt, daß unter normalen Umständen lange Zeit hindurch immer einzelne Spermatozoiden für die Befruchtung bereit sind.

[2]) Vgl. Kienitz-Gerloff. Üb. d. Bedeutung d. Paraphysen. (Bot. Zeitschr. 1886. Sp. 250.)

[3]) Kienitz-Gerloff, l. c. Sp. 250.

[4]) Gayet, Recherches etc. (Ann. d. scienc. nat. Sér. VIII. Bot. T 3. 1897. p. 230.)

[5]) Göbel, Org. pag. 305.

[6]) Vgl. Richters, D. Tierwelt d. Moosrasen. (Ber. d. Senckenbg. Nat. Ges. 1900. pag. 100.)

weibliche Pflanzen durcheinander wachsen, so ist auf eine solche Weise für die Befruchtung reichlich gesorgt[1]). Wahrscheinlich ist, daß die Vermittlung der Befruchtung sowohl durch das Wasser wie durch Spinnen, vielleicht auch andere Tiere, geschieht. Bleibt die eine Art der Übertragung der Spermatozoiden aus, so kann die andere noch erfolgen. Jedenfalls ist sie eine sehr wirksame, da man an einzelnen Standorten die Thallusrasen reich fruktifizierend findet, trotzdem die Pflanze dioecisch ist. Auch der Umstand, daß die Archegonien in einem Hute auf eine so kleine Zahl, 5—8, beschränkt sind, während bei *Marchantia polymorpha* deren 100 und mehr vorkommen[2]), beweist, daß die Befruchtung immer eine reichliche sein mußte, sonst ließe sich die Reduktion der Archegonien auf eine so kleine Zahl kaum erklären[3]). Dieser steht gegenüber eine außerordentliche Menge von Antheridien und Spermatozoiden. Wir dürfen auf ein Antheridium 250000 Spermatozoiden nehmen; da die Zahl der Antheridien in einem männlichen Rezeptakulum durchschnittlich mindestens 40 beträgt, so ergibt sich, daß ein Antheridienstand 10 Millionen Spermatozoiden erzeugt. Die Aussicht, befruchtet zu werden, wird für die wenigen Archegonien noch dadurch erhöht, daß die Antheriden nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, also während längerer Zeit zur Reife gelangen[4]).

## IV. Entwicklung des Sporogons und der Sporen.

Nach der Befruchtung umgibt sich die Eizelle mit einer dünnen Membran. Sie füllt allmählich den ganzen Innenraum des Archegonbauches aus. Gleichzeitig teilen sich die Zellen der Wandung des letzteren, insbesondere durch perikline Wände. Das Ergebnis dieser Teilungen ist, noch bevor in der Eizelle weitere Veränderungen vor sich gegangen sind, eine 3—5schichtige Hülle, welche den Embryo zu einer Zeit schützen soll, da der

[1]) Die Möglichkeit, daß Spinnen zur Übertragung der Spermatozoiden bei *Fegatella* beitragen, wäre beinahe ausgeschlossen, wenn letztere nicht auf explosivem Wege in die Höhe geschleudert würden. Vielleicht dürfen wir dies gerade als eine Wechselbeziehung zwischen Pflanze und Tier betrachten, ähnlich wie bei höhern Pflanzen die Blüten eingerichtet sind für Bestäubung durch Insekten, Vögel oder Schnecken.

[2]) Kny, Bau u. Entwicklung v. Mch. pol. p. 382.

[3]) Jedenfalls ist das Auftreten von zwei Archegonien hintereinander, von denen doch nur eines zur Reife gelangt, eine atavistische Erscheinung.

[4]) Man könnte, wenn man *Fegatella*-Rasen so reichlich fruktifizierend findet, auch an Parthenogenesis denken; hat sich doch in den letzten Jahren gezeigt, daß dieselbe durchaus keine so seltene Erscheinung ist, als man bisher angenommen hat, und wahrscheinlich wird die Zahl der Pflanzen, bei denen Parthenogenesis beobachtet werden kann, sich in den nächsten Jahren vergrößern. Indessen deuten meine bisherigen Beoabachtungen darauf hin, daß *Fegatella* bei Nichtbefruchtung auch keine Sporogonien bildet. Parthenogenesis ist eine besondere Form der ungeschlechtlichen Vermehrung; da eine solche aber bei *Fegatella* in ausgiebigem Maße in anderer Weise auftritt (Abschnitt VII), so vermute ich, daß Parthenogenesis hier überhaupt nicht zu erwarten ist.

Hut nicht mehr vom Thallusgewebe umhüllt wird[1]). Nunmehr wird durch eine primäre Querwand, die zur Längsachse des Archegoniums senkrecht, seltener etwas schief, steht, die Eizelle in zwei Zellen zerlegt. Aus der dem Archegoniumhals zugekehrten Zelle wird später die Kapsel des Sporogons; aus der andern geht der Fuß derselben hervor. Jede dieser beiden Zellen teilt sich zunächst wiederum durch eine Querwand, so daß der langgestreckte Embryo nun aus vier übereinander liegenden, einzelligen Stockwerken besteht (Fig. 10b). In den beiden obern wird die Zahl der Zellen durch zwei aufeinander senkrecht stehende, in der Richtung der Längsachse verlaufende

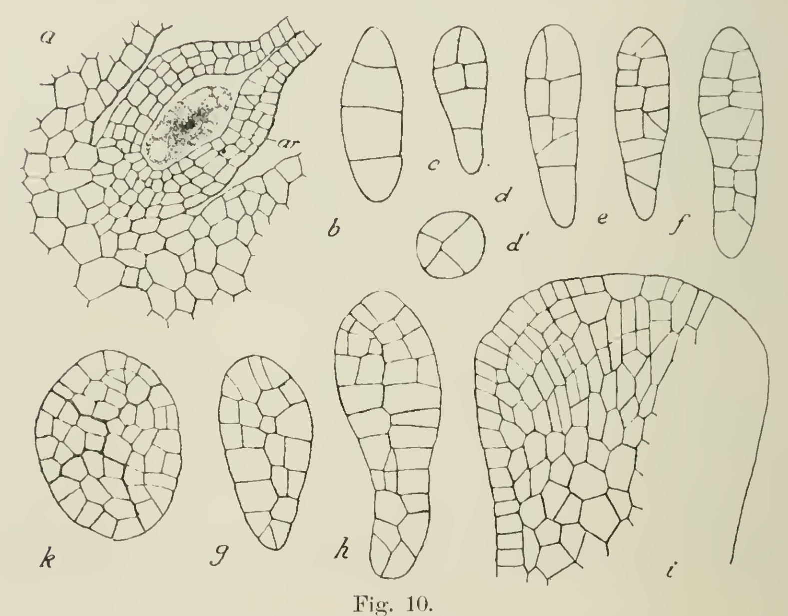



Fig. 10.
Entwicklung d. Sporogons $^{400}/_{1}$. Längsschnitte; d', k = Querschnitte. ar = Archegonwandung.

Wände auf je vier erhöht (c), worauf durch weitere Querwände auch die Stockwerke vermehrt werden (*d*, *f*). In der sich streckenden, von der Archegonwand mehr eingeengten, untern Hälfte des Embryos erfolgen die ersten Teilungen parallel zur primären Querwand; einzelne der Wände stehen nicht selten mehr oder weniger schief auf der Peripherie. Hierauf treten auch Längswände auf (*e*, *f*, *g*, *h*). Die spätern Teilungen des basalen Teils können in ihrer Reihenfolge nicht mehr genau verfolgt werden; es treten Wände in verschiedenen Richtungen auf, welche das Bild so verändern, daß sich auch die ersten Teilungswände nicht mehr erkennen lassen. Im apikalen Teil des Embryos sind

[1]) Die Bildung dieser Hülle kann auch stattfinden, wenn keine Befruchtung vorangegangen ist.

unterdessen perikline Wände aufgetreten (*h*), welche eine Sonderung in eine periphere Schicht und ein inneres Gewebe bewirken, dessen später entstehende Zellen länglich und in Reihen angeordnet sind (*i*)[1]. Sie werden zum sporogenen Gewebe der Sporogonkapsel, während die Randzellen die Anlage der Wandung derselben darstellen. Auch in der basalen Hälfte des Embryos wird eine Wandschicht gebildet; das Innere ist von isodiametrischen Zellen ausgefüllt.

Da das Längenwachstum der Kapsel stärker ist als das Wachstum in die Breite, so werden die Zellen des Kapselinnern in der Richtung der Längsachse bedeutend gestreckt, wobei ihre Enden prosenchymatisch ineinander greifen. Ein kleinerer Teil dieser Zellen wird zu Sporenmutterzellen; aus den andern entstehen die Elateren.

Anfänglich ist zwischen den beiden Arten von Zellen kein Unterschied zu erkennen. Bald aber tritt eine Differenzierung in der Weise auf, daß wir auf einem mittleren Entwicklungsstadium des Sporogons die zu Sporenmutterzellen werdenden mit körnigem protoplasmatischen Inhalt erfüllt finden, während die Elaterenzellen eine große Menge von Stärkekörnern aufweisen. Dies weist offenbar darauf hin, daß die Elaterenzellen zu dieser Zeit die Funktion von Nährzellen für das sporogene Gewebe ausüben. Sie eignen sich hierzu vortrefflich vermöge ihrer langgestreckten Gestalt, welche sie zu Leitungsbahnen sozusagen prädestiniert[2]. Die äußersten Elaterenzellen stehen mit der Kapselwandung in direkter Verbindung (Fig. 11). Die Wände zeigen etwas gallertige Beschaffenheit.

Die Sporenmutterzellen lösen sich schließlich aus dem Verbande los, indem eine besondere, dicke Zellmembran gebildet wird. Durch eine zweimalige Kern- und Zellteilung werden hierauf aus jeder vier Sporen gebildet.

Der genauere Vorgang ist dabei folgender (Taf. XII, Fig. 25—31)[3]. Die Sporenmutterzelle ist langgestreckt, nicht

[1] Einzelne Schnitte durch junge Embryonen zeigen eine derartige Anordnung der Zellen, daß man vermuten möchte, die beiden Embryohälften besäßen Wachstum mit einer Scheitelzelle (Fig. 10, *g*, *h*). Hofmeister (Vgl. Untersuch. d. Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851, p. 18—60) schreibt den Embryonen von *Reboulia*, *Riccia*, *Targionia*, *Marchantia* u. *Fegatella* in der Tat Wachstum durch eine zweiflächige Scheitelzelle zu. Die Eizelle wird nach ihm durch eine stark geneigte Scheidewand geteilt; die entstehenden Zellen wären Scheitelzellen, welche durch Abgabe von Segmenten den Embryo bilden. Dieser wäre dann eine bloße Doppelreihe von gestreckten Zellen; nach Beendigung des Längenwachstums soll die Zellvermehrung in die Breite beginnen, am stärksten an der Spitze. — Es ist möglich, daß wir für eine kurze Zeit wirklich Wachstum mit einer Scheitelzelle annehmen dürfen; auch bei *Targionia* treten in dem langgestreckten Embryo zunächst Querwände auf, und kann es trotzdem für kurze Zeit zur Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle kommen; später tritt im oberen Teil Quadrantenbildung ein (Göbel, Org., p. 328).

[2] Göbel, Org., pag. 326.

[3] Die günstigsten Präparate für die Beobachtung der Spindeln und Chromosomen erhielt ich bei Fixierung mit absolutem Alkohol und Färbung

vierlappig (25). Wenn sie sich zur Teilung anschickt, besitzt der Zellkern etwas längliche Form; an einem seiner Enden liegt der große, rundliche Nukleolus, der in seinem Innern einige Vakuolen aufweist. In dem den Kern umgebenden Zytoplasma finden




Fig. 11.

A. Längsschnitt durch ein junges Sporogon $^{30}{}_{1}$.
B. Elaterenzellen u. Sporenmutterzellen $^{220}{}_{1}$. C. Anlage des Deckels $^{121}{}_{1}$.
c = Calyptra (Bauchwandung des Archegoniums.)

sich stets einige stark gefärbte Körperchen, die nahe der Peripherie gelegen sind. Endlich zerfällt der Nukleolus in mehrere, meist vier, kleine Nukleolen; diese werden aufgelöst und zu gleicher Zeit die Chromosomen sichtbar. An beiden Enden des

der Schnitte mit Delafields Hämatoxylin; um eventuell die Zentromosen beobachten zu können, wurde auch mit Flemmingscher Lösung fixirtes Material auf verschiedene Weisen gefärbt und untersucht. Doch konnte ich wegen des Vorhandenseins von anderen gleichartig tingierten Körperchen, die alle zentrosomenartig sind, über ihre Existenz noch nicht mit Sicherheit ins Klare kommen.

Kerns treten von einem Punkt ausgehende Fasern auf, die Kernmembran verschwindet, und die Stelle des Nukleus wird nunmehr von den Verbindungsstrahlen einer vollständigen Spindel eingenommen, in deren Äquatorgegend sich die Chromosomen sammeln (26). Die Spindel ist bipolar; die beiden Pole, von denen aus eine außerordentlich deutliche Strahlung in das umgebende Plasma geht, sind ziemlich weit voneinander entfernt, so daß sie sehr lang und schmal erscheint. Im Zytoplasma sind eine große Zahl feinster Körnchen aufgetreten, während die größeren peripheren verschwunden sind. Nach ihrer Spaltung rücken die Chromosomen rasch auseinander und bilden an den Spindelpolen einen dichten, einheitlichen Knäuel, der das Zentrum der Ausstrahlung bildet (27). In der Mitte der Spindel wird nun eine etwas dunklere Linie bemerkbar: dort geht die Bildung der Zellplatte vor sich. Die Verbindungsfasern werden in der Mitte dicker und gleichzeitig kürzer: hierdurch kommen die Pole näher an den Äquator zu liegen, während die seitlichen Fäden der Spindel mehr gegen die Membran hin verschoben werden. Die Spindel ist jetzt kürzer und breiter, ziemlich kugelig geworden. Nunmehr verschwinden die Fasern an den Polen gänzlich, und die dort liegenden Tochterkerne umgeben sich mit einer Membran (28). Beide sind einander ziemlich nahe; zwischen ihnen liegt die Zellplatte, welche sich aber auf beiden Seiten noch nicht bis zur Peripherie der Zelle erstreckt, so daß die Zweiteilung des Kerns nicht von einer Zellteilung begleitet ist. In jedem Tochterkern können wir mehrere kleinere Körperchen wahrnehmen, welche wahrscheinlich Nukleolen darstellen. Die Kerne sind in ein Stadium relativer Ruhe eingetreten; von einem vollständigen Ruhestadium kann jedenfalls wegen des Fehlens eines einheitlichen Nukleolus, der vor und nach der Sporenteilung vorkommt, nicht gesprochen werden. Die zweite Mitosis verläuft in ähnlicher Weise wie die erste (29, 30). In den entstandenen Kernen sind wiederum mehrere dunklere Körperchen wahrnehmbar, die etwas später zu einem größeren Nukleolus verschmelzen. Die beiden sekundären Spindeln zu beiden Seiten der primären Zellplatte sind meist mehr oder weniger gleichsinnig orientiert. Ihre Zellplatten verbreitern sich ebenfalls von der Mitte der Spindel aus und gelangen schließlich auf der einen Seite an die Peripherie, während sie sich auf der andern an die die ganze Sporenmutterzelle durchsetzende Zellplatte der ersten Teilung ansetzen. Hierdurch wird auf diese von zwei entgegengesetzten Richtungen ein Zug ausgeübt; sie erscheint dann zweimal gebrochen (30). Wenn endlich die Zellplatten durch Zellwände ersetzt werden, entsteht die Tetrade [1]).

Dies ist der normale Verlauf der Sporogenese.

---

[1]) Nach Farmer (On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. Vol. IX. 1895. pag. 469—523; Further investigation on the spore-formation in Fegatella conica, do, pag. 666) treten zwischen den vier Tochterkernen fünf Spindeln auf, indem je zwei und

Öfters treten aber kleinere und größere Unregelmäßigkeiten auf. Nicht selten ist die primäre Spindel von Anfang an statt lang und schmal auffallend breit und kurz, und die Chromosomen sammeln sich auf einer Seite des Äquators an (31). Dadurch wird sie etwas dreieckig: in zwei Ecken sind die Pole, von denen aus die in ihrem Verlaufe ungestörten Verbindungsfasern gehen und die den Mittelpunkt eines gewöhnlichen Strahlenbüschels bilden; im dritten Eckpunkt liegen die Chromosomen. Auch von diesem Punkt aus sieht man oft kurze Strahlen in das umliegende Zytoplasma abgehen, so daß wir gleichsam eine tripolare Spindel vor uns haben. Das Resultat ist aber doch nur die Bildung von zwei Tochterkernen[1]). Auch bei der zweiten Mitosis können statt der normalen Spindeln „tripolare" auftreten.

Ist die Bildung der vier Tochterzellen, der Sporen, in der Sporenmutterzelle vollzogen, so umgeben sie sich mit einer doppelten Membran. Zunächst bleiben sie noch längere Zeit als Tetrade im Zusammenhang, fallen aber schließlich auseinander und erfüllen das Innere der Sporogonkapsel.

Die Elaterenzellen, welche nach der ersten Ausbildung der Sporenmutterzellen unter sich ein zusammenhängendes Gewebe bilden, fallen bald durch Quellung ihrer Mittellamellen auseinander und zeigen eine außerordentlich zarte Membran. Bald werden in ihnen zwei Verdickungsleisten angelegt, die an den Enden ineinander übergehen und sich in ihrem Verlaufe 1—2 mal verzweigen, so daß die fertigen Elateren fast stets 3—4 Ränder aufweisen (Taf. XII, 8). Die ausgebildeten Elateren sind langgestreckt und an beiden Enden zugespitzt; ihr Längendurchmesser beträgt 0,2—0,3 mm, die größte Breite 0,01 bis 0,02 mm. Einzelne derselben sind verzweigt (Fig. 12 C): solche unregelmäßig gestaltete Schleuderzellen kommen aber nur an den beiden Enden der Kapsel vor, wo die Elateren etwas auseinanderstrahlen und so Raum für Verzweigung gewinnen. Gewöhnlich geht dann eines der beiden primären Spiralbänder in den einen, das zweite in den andern Zweig über; dieselben scheinen sich infolge ihrer Spannung einfach zurück-, voneinander losgerollt zu haben (C). Unter den verzweigten Elateren treten als Seltenheit auch abnorme Formen auf, die sich aber zum Teil durch Verwachsung zweier benachbarter Schleuderzellen erklären lassen[2]).

Die einschichtige Kapselwand wird beim Wachstum des Sporogons so sehr gedehnt, daß sie an mittleren Entwicklungs-

zwei derselben miteinander verbunden sein sollen, es würden demnach auch fünf Zellwände gebildet. Ich selbst konnte im Stadium der zweiten Kernteilung nie mehr als zwei Spindeln auffinden.

[1]) Farmer (l. c.) betrachtete die Ausbildung der tripolaren Spindel als den normalen Vorgang; durch Verlängerung infolge Auseinanderrücken der Zentrosphären wird sie nach ihm bipolar.

[2]) Vgl. die Figuren in Tilden, On the morphologie of Hepatic flaters, (Minnesota Bot. Stud. Bull. Nr. 9. 1894. p. 43/52.)

stadien oft nur noch undeutlich zu erkennen ist. Am Scheitel dagegen tritt eine lebhafte Zellteilung in derselben ein, deren Resultat ein 5—10 schichtiger Zellkomplex ist, welcher $^1/_3$—$^1/_2$ der Sporogonbreite in Anspruch nimmt (Fig. 11 A, C). Er wird zum Deckel der Kapsel. Mit der Ausbildung der Sporen und Elateren hört die Volumenvermehrung der Kapsel auf. Nun vergrößern sich die Zellen ihrer Wandung in radialer Richtung, teilen sich antiklin und bilden zuletzt eine immer noch einschichtige Wand, deren Zellen in der Längsrichtung des Sporogons am längsten, in quer tangentialer Richtung am kürzesten sind (Fig. 12 B, a, b). Hierauf werden ringförmige, einander

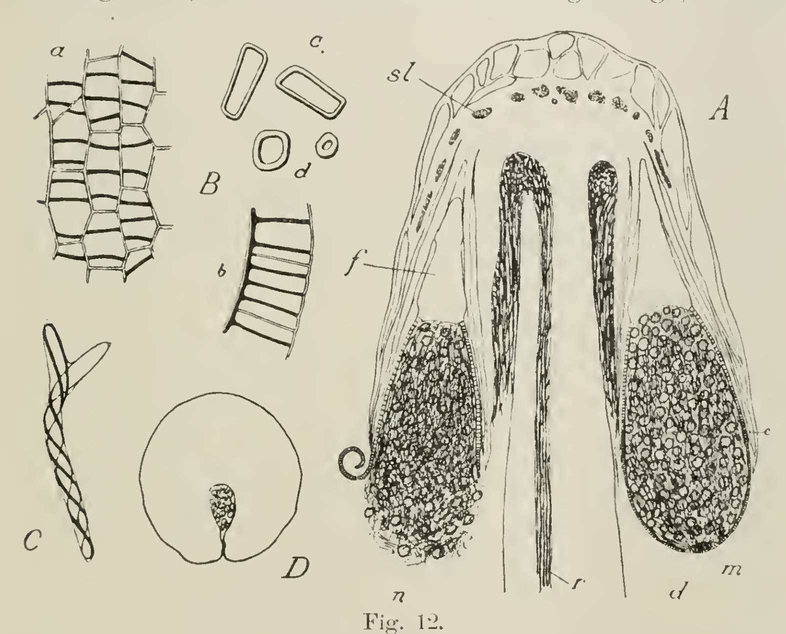



Fig. 12.

A. Hut m. reifen Sporogonien $^{15}/_1$. Kapsel bei m geschlossen, bei n geöffnet. d Deckel, c Calyptra, f Fuß d. Sporogons, s l Schleimzellen, r Stielrinne mit Rhizoiden. B. Zellen aus d. Kapselwand $^{220}/_1$. a von außen gesehen, b radiärer Schnitt, c d einzelne Ringe, d aus d. Deckel. C. Verzweigte Elatere $^{220}/_1$. D. Querschnitt durch d. Stiel $^{20}/_1$.

parallele Verdickungsleisten angelegt, in den der Basis der Kapsel näher gelegenen Zellen 2—4, in der Mitte 3—5 und am Scheitel 3—4. Die letztern Zellen sind schmäler als diejenigen der Mitte und Basis; ihre Ringe aber sind bedeutend dicker und breiter und ragen viel weiter in das Zellumen hinein. In den Zellen des Deckels werden nur 1—2 Membranringe angelegt, die Verdickungen der verschiedenen Zellen verlaufen aber einander nicht parallel. Sind zwei Ringe vorhanden, so sind sie öfters durch spiral verlaufende Verdickungen verbunden, so daß wir hier einen Übergang von den Ringen der Wandzellen zu den Spiralbändern der Elateren haben. Es kommen überdies

vom Deckelstück aus in das Kapselinnere hineinragende, zapfenförmige, spitzige Zellen vor, die entweder nur 4—6 Ringe oder Ringe mit Spiralbändern enthalten. Zwischen diesen Zapfen entspringen normale Elateren. Auch in den gewöhnlichen Schleuderzellen findet man hier und da einzelne Ringe am Ende, ebenso wie in den Wandzellen gelegentlich Spiralen auftreten können. In derjenigen Kapselhälfte, welche dem Deckel zugekehrt ist, verholzt neben den genannten ringförmigen Partien auch die ganze innere Wand der Zellen, so daß dort die Ringe miteinander verbunden sind (Fig. 12, B b)[1]. Gleich diesen wird auch die Verdickung der Innenwand der Zellen gegen den Deckel zu immer stärker.

Ausnahmsweise kommt es vor, daß sich die Kapselwandung schon auf einem frühen Entwicklungsstadium in das Innere hineinstülpt und eine tiefe Falte bildet, welche dasselbe teilweise oder vollständig durchsetzt.

Die basale Hälfte des Embryos wird zum Fuß des Sporogons. Es wurde früher erwähnt, daß sich sein Gewebe durch isodiametrische Ausbildung der Zellen von demjenigen des Kapselteiles unterscheidet. Bei der Entwicklung des Sporogons tritt im Fuße eine Sonderung ein: in dem der Kapsel zugewendeten Teil desselben findet eine lebhaftere Zellvermehrung statt, so daß seine Zellen bald einen bedeutend kleineren Durchmesser haben als die der Basis. Letztere besitzt kegelförmige Gestalt und ist mit der Innenseite der vielzelligen Archegonbauchwandung verwachsen (Fig. 11 A, 12 A); sie scheint daher dieser selbst anzugehören und ist nur durch ihre bedeutend größeren, länglichen, etwas schleimenthaltenden Zellen als besonderes Gebilde erkennbar. Dieser Teil des Fußes dient als Saugorgan oder Haustorium für das Sporogon und vermittelt die Zufuhr der plastischen Baustoffe von dem Gewebe des Hutes und des mütterlichen Thallus her. Die ihm zunächst gelegenen Zellen der Archegonwandung zeigen einen etwas reicheren Zellinhalt und Membranen mit Anlagerung von schleimiger Substanz; die Zellen des Archegonfußes, die den Übergang zum Gewebe des Hutes bilden, zeichnen sich aus durch kleines Lumen, isodiametrische Form und sehr zarte Membranen. Der zwischen Kapsel und Haustorium gelegene Teil des Sporogonfußes weist einen achsilen Strang besonders langer und schmaler Zellen auf. In denjenigen Zellen, welche die Kapselwandung nach der Basis hin vervollständigen, treten wie in jener ringförmige Verdickungen auf.

Durch das Wachstum der Kapsel ist die Wandung des Archegonstandes außerordentlich gedehnt und beinahe unkenntlich geworden; sie umgibt als dünne, mehrschichtige Hülle mit zum Teil geschrumpften Membranen den vordern Abschnitt des

[1] Ein Längsschnitt durch ein Stück der Kapselwand hat daher große Ähnlichkeit mit dem Annulus der Farnsporangien.

Sporogons. Bis zur Reife desselben sind stets noch die gebräunten Überreste des Halses wahrzunehmen (Fig. 11 A).

Das reife Sporogon ist eine längliche, birnförmige Kapsel, welche am apikalen Ende eine kleine, rundliche, nabelartige Stelle besitzt. Diese kennzeichnet das Deckelstück, dessen Zellen reichlich mit Verdickungsleisten ausgestattet sind (Fig. 12 A m, Taf. XII, 4). Die Wandung ist infolge der verholzten Partien tief dunkelbraun gefärbt; schon von bloßem Auge läßt sich eine feine Längsstreifung erkennen, die dem Verlauf der Längswände der Zellen entspricht. Das Innere der Kapsel ist mit Sporen und Elateren in großer Zahl locker angefüllt. Der kegelförmige Fuß ist ein blasser, durchscheinender Gewebekörper, der sich leicht von dem Gewebe des Hutes loslöst (Fig. 12 a bis f).

In der vegetativen Ausbildung des Hutes ist seit der Befruchtung keine wesentliche Änderung eingetreten. Das Assimilationsgewebe in den tiefen, meist schmalen Luftkammern ist nur sehr dürftig ausgebildet und dürfte kaum seiner Aufgabe noch entsprechen. In dem angrenzenden Teil des interstitienlosen Gewebes finden sich zahlreiche Schleimzellen (Fig. 12 A sl).

Die lückenlos zusammenschließenden Zellen selbst verlaufen vom Stiele aus in einem Bogen gegen den Fuß des Sporogons hin. Durch das Wachstum der Kapsel ist das Gewebe des Hutes, soweit es dieselbe umgibt, in die Länge gezerrt worden und dem Zerreißen nahe. Der Stiel hat sich unmerklich verlängert; er ist 4—6 mm hoch geworden. Es hat in ihm eine lebhafte Zellvermehrung stattgefunden, deren Ergebnis eine große Zahl von in regelmäßigen Längsreihen angeordneten Zellen ist; der Querdurchmesser derselben übertrifft den Längendurchmesser. Sie sind reichlich mit Stärkekörnern erfüllt. In der Rinne verlaufen zahlreiche Zäpfchenrhizoiden, die teils von der Innenseite derselben entspringen, teils von oben hereinragen. Auch der Raum zwischen Hut und Stiel ist mit einer dichten Masse von Rhizoiden erfüllt, deren Ursprungszellen auf der Unterseite des Hutes liegen (vgl. Fig. 12 A).

Unmittelbar vor der Sporenaussaat, die in den Monaten März und April stattfindet, beginnt sich der Stiel des Hutes, in dem die reifen Sporogonien sitzen, zu strecken. Auf die neun Monate lange Periode, während welcher die Länge des Stiels beinahe unverändert blieb, folgt eine kürzere, die sich durch fehlende Zellteilung, aber außerordentlich rasches Längenwachstum auszeichnet: in acht Tagen erreicht der Stiel eine zehnmal größere Höhe, nämlich 4—8 cm (Taf. XIII). Die Rinne, die schon von Beginn der Hutbildung an vorhanden war, bleibt durch die Streckung im allgemeinen unverändert; durch ihren Verlauf zeigt sie jetzt, schon von bloßem Auge sichtbar, eine schwache, nach rechts gerichtete Torsion des Stieles an. Die anfangs vorhandene Stärke ist am gestreckten Stiel vollständig

verschwunden. Die Streckung findet über der ganzen Länge statt; im basalen Teile ist sie indessen am wenigsten stark[1]).

Die Stiele zeigen positiven Heliotropismus. Sie sind so lichtempfindlich, daß sie schon nach 1—2 Stunden bei einseitiger Beleuchtung Krümmungen ausführen. Selbst abgeschnittene Stiele, die auf die Erde gelegt wurden, richteten sich an ihrem dem Licht zugekehrten Teile etwas auf. Durch schwaches Licht wird das Längenwachstum des Stiels gesteigert, ebenso durch große Feuchtigkeit, durch starkes Licht und mehr oder weniger trockene Luft dagegen gehemmt.

Schon mit der Lupe kann man in dem durchscheinenden Stiel die zahlreichen peripheren Ölkörperzellen wahrnehmen.

Nachdem der Hut mit den Sporogonien in die Höhe gehoben worden ist, findet bei trockener Luft die Öffnung derselben statt. An der Grenze des Deckelstücks, wo die Wandung der Kapsel mit den regelmäßig angeordneten Verdickungsringen übergeht in das kleinzellige Gewebe des Deckels, dessen Ringe regellos gruppiert sind, entsteht ein Querriß. Dieser verlängert sich rasch und läuft um den ganzen Deckel herum, der dadurch losgelöst wird. Noch bevor dies vollständig geschehen ist, sind von dem kreisförmigen Riß aus eine Anzahl von Längsrissen entstanden, die bis gegen die Mitte der Kapselwand verlaufen (Taf. XII, 4, 5). Die hierdurch erzeugten Lappen rollen sich nun nach außen zurück bis dahin, wo die Innenwände der Zellen nicht mehr verholzt sind (4, 6). Bereits beim Beginn dieses Zurückrollens ist ein lockerer Ballen von Elateren und Sporen frei geworden. Die Elateren schrumpfen beim Eintrocknen ein und führen dabei eine schwache, drehende Bewegung aus. Die großen und schweren Sporen werden dadurch nicht weggeschleudert; es wird aber die gesamte Masse lockerer, als sie im geschlossenen Sporogon war, und da dieses nach unten hin geöffnet ist, verstäubt sie leicht. In dem Maße, wie sich die Kapselzähne weiter einrollen, wird immer mehr Sporen-Elaterenmasse frei; nach und nach wird der ganze Inhalt entleert. Die Ausstreuung der Sporen ist also nicht eine einmalige, momentane, sondern erfolgt allmählich; da ein Sporogon ca. 4500 Sporen enthält, so ist dies von größter Bedeutung. In trockener Luft dauert das Zurückrollen der Wandung 5—10 Minuten[2]). Wird das geöffnete Sporogon befruchtet, so rollen sich die Zähne wieder auf, so daß die Kapsel annähernd geschlossen ist. Schließlich löst sie sich aus dem Innern los, indem sie durch den etwas

[1]) Eine ganz ähnliche Streckung findet bei *Pellia epiphylla* statt (Askenasy, Bot. Zeit. 1874. Sp. 237); nur ist es hier der Fuß des Sporogons, der sich streckt, wobei er in 3—4 Tagen eine 40 mal größere Länge erreicht. Nach Askenasy erfolgt das Streckenwachstum nicht in der ganzen Länge des Stieles gleichmäßig, sondern unter Ausbildung einer Zone stärksten Wachstums, die in der Höhe der Kapsel liegt.

[2]) Vergl. Göbel, Üb. Funktion u. Anlegung d. Lebermooselateren. (Flora. 80. 1895. pag. 33.)

Andreas, Üb. d. Bau d. Wand. u. d. Öffnungsweise d. Leb.-Sporog. (Flora. 1899. pag. 161 213.)

quellenden Archegonbauch herausgepreßt wird, und fällt zu Boden (Fig. 12 A bis f, Taf. XI, I).

Die ausgestreuten, grünlichen Sporen schwanken in der Größe zwischen 0,06 mm und 0,10 mm. Sie sind kugelig, zeigen aber durch vorhandene Kanten trotzdem noch ihre Entstehung in Tetraden an. Die Wand der Sporen besteht aus zwei Häuten; dem zarten, farblosen Endospor und dem dickern Exospor, das in die kutinisierte Exine und die braune Perinie zerfällt; letztere bildet eine Anzahl von größeren und kleineren Wärzchen, die im optischen Schnitt halbkugelig bis beinahe kugelförmig sind. Die größeren, die etwa 1,5 μ hoch werden, kommen nur an derjenigen Fläche vor, welche der Außenfläche der Tetrade entspricht; die kleineren, die auch bei starker Vergrößerung nur als Punkte erscheinen, treten auf der gesamten Oberfläche auf. Die Warzen haben wohl nur den Zweck, das Haftenbleiben auf der Erde durch die rauhe Oberfläche zu erleichtern. — Ein Schnitt durch die Sporen zeigt uns, daß sie vielzellig sind: die Keimung hat also bereits im Sporogon begonnen (s. folg. Absch.).

*Fegatella* kommt nur an feuchten Orten vor. Untersucht man im Sommer einen solchen Standort genauer, so beobachtet man, wenn die Pflanze im Frühjahr fruktifiziert hat, an entblößten Stellen unterhalb des Rasens eine Menge junger Pflänzchen, die alle aus Sporen entstanden sind. Forscht man nach den Umständen, unter denen die letzteren an die betreffende Stelle hingekommen sein mögen, so findet man, daß einzig das Wasser als Verbreitungsmittel inbetracht kommen konnte. Regen oder Wassertropfen aus dem nahen Bache schwemmten die Sporen, die nach dem Verlassen des Sporogons auf den Thallus niedergefallen waren, weg. Der Wind, der sonst bei den meisten Lebermoosen zur Verbreitung der Sporen beiträgt [1], kann für *Fegatella* nicht von derselben Bedeutung sein: in Höhlen, an steilen Bachufern, in engen Schluchten findet er keinen Zutritt, und doch zeigen sich da reichlich keimende Sporen. Bei der Verbreitung durch den Wind sind die Sporen klein und leicht: die Größe derselben bei *Fegatella* schließt den Wind wiederum aus. In der Höhlung des Thallus, aus welcher der bald nach der Aussaat verwelkende Hutstiel emporsproßte, kann man oft eine größere Anzahl von Sporen in Keimung finden (vgl. Fig. 5 D bei x). Sie wurden durch Wasser dahingeführt [2].

[1] Göbel, Org., pag. 330.

[2] Der Mechanismus für die Öffnung der Sporenkapsel ist derart, daß sich die Zähne nur bei schwindendem Turgor, bei trockener Luft einrollen können. Hiermit scheint die Annahme, daß die Sporen durch Wasser verbreitet werden, im Widerspruch zu stehen. Allein es darf nicht vergessen werden, daß Aussaat und Verbreitung der Sporen nicht durchaus in demselben Moment stattfinden müssen. Durch das Öffnen der Sporogonkapseln fallen die Sporen in den meisten Fällen auf den Thallus nieder. Hier werden sie gelegentlich vom Regenwasser, vom Sprühregen des Baches usw. weggeschwemmt und gelangen irgendwo zur Entwicklung. Die Sporen keimen zwar am besten unmittelbar oder kurze Zeit nach der Aussaat; indessen wächst ja die Pflanze nur an feuchten Orten, und gerade im Frühjahr sind

## V. Keimung der Sporen.

Die Sporen zeigen, wenn sie unter günstigen Bedingungen ausgesät worden sind, zunächst eine nach allen Seiten gleichmäßige Volumenvergrößerung. Dann entstehen zwei bis drei glatte Rhizoiden. Ihre Bildung macht sich bemerkbar in einer starken Dehnung des Exospors über den Initialzellen, welche dadurch auffällig wird, daß auf den auftretenden Höckern die Warzen viel weiter voneinander entfernt sind als an der übrigen Wandfläche. Schließlich vermag das Exospor der Dehnung nicht weiter zu widerstehen; es wird gesprengt, und das farblose Rhizoid tritt hervor. Es ist schlauchförmig und stets einzellig; es verlängert sich durch Spitzenwachstum. Während des Wachstums der Rhizoiden dauert die Volumenvergrößerung der Sporen noch längere Zeit fort. Sie schwellen so stark an, daß ihr Durchmesser den anfänglichen zuletzt vier bis sechsmal übertrifft. Infolgedessen wird das Exospor ringsum außerordentlich gedehnt, die Wärzchen rücken weiter auseinander, und die Zellwände im Innern treten immer deutlicher hervor. Am neunten bis zehnten Tage nach der Aussaat wird es an einer bestimmten Stelle gesprengt, und ein Zellhöcker, die Sproßanlage, tritt hervor. Er bildet zunächst einen etwas schnabelartigen Fortsatz der Spore, an dessen Spitze eine Scheitelzelle bemerkbar ist. Beim Weiterwachstum des Sprosses wird er zylindrisch. Nachdem er eine Zeit lang in derselben Richtung fortgewachsen ist, biegt er im rechten Winkel um, verbreitert sich zu einer Fläche und bildet nunmehr bei der weiteren Entwicklung den normalen Thallus.

Die Zellteilungen in den Sporen und jungen Pflanzen gehen folgendermaßen vor sich: Schon im Sporogon des sitzenden Hutes treten Teilungen der Sporen auf. Die drei ersten Zellwände, die einander gleichwertig sind und aufeinander senkrecht stehen, zerlegen die Spore in acht Oktanten. In jedem derselben tritt dann eine neue Wand auf, die annähernd parallel zu einer der bestehenden Wände verläuft, mit den andern aber und mit der Oberfläche rechte Winkel bildet (Fig. 13 A, a, b). Hierbei haben diese neuen Wände gleichsinnige oder ungleiche Richtung. In jedem Oktanten finden sich nunmehr zwei Zellen,

---

die Bedingungen derart, daß die Sporen nicht austrocknen werden. Darum besitzen sie auch die Fähigkeit nicht, längere Zeit ausgetrocknet verbringen zu können. Eine gewisse Analogie zu den verschiedenen Faktoren, die bei der Aussaat und Verbreitung der Sporen notwendig sind, liegt darin, daß die Entleerung der Antheridien in verhältnismäßig trockener Luft, bei großer Wärme stattfindet, während bei der Übertragung der Spermatozoiden neben kleineren Tieren auch das Wasser eine gewisse Rolle zu spielen scheint. — Auch bei *Pellia* werden die Sporen durch das Wasser verbreitet. Diese *Jungermanniacee* kommt fast stets in Gemeinschaft mit *Fegatella* vor. (s. p. 381). Beide Pflanzen streuen ihre Sporen gleichzeitig aus; sie weisen eine ähnliche Streckung des Stieles auf, welcher bei *Pellia* dem Sporogonfuß entspricht, bei *Fegatella* das ganze Rezeptakulum trägt. Die Analogie erstreckt sich sogar auf die Zahl der Sporen; wie ich bei *Fegatella* (s. p. 370) fand Jack bei *Pellia epiphylla* deren 4500 (nach Göbel, Org., p. 324—25). Bei beiden Pflanzen keimen die Sporen schon im Sporogon (s. Kap. VI).

deren eine die Form einer dreiseitigen Scheitelzelle besitzt. Die andere, keilförmige, teilt sich durch eine Querwand (A c). Hierauf sondert die erwähnte Scheitelzelle in der bekannten Weise ein Segment ab (A d. B'). Zu dieser Zeit ungefähr findet die Aussaat der Sporen statt: es weisen diese indessen auch die weiter zurückliegenden Stadien auf (alle Sporen bei A stammen aus demselben geöffneten Sporogon). Eine Spore kann jetzt, wenn

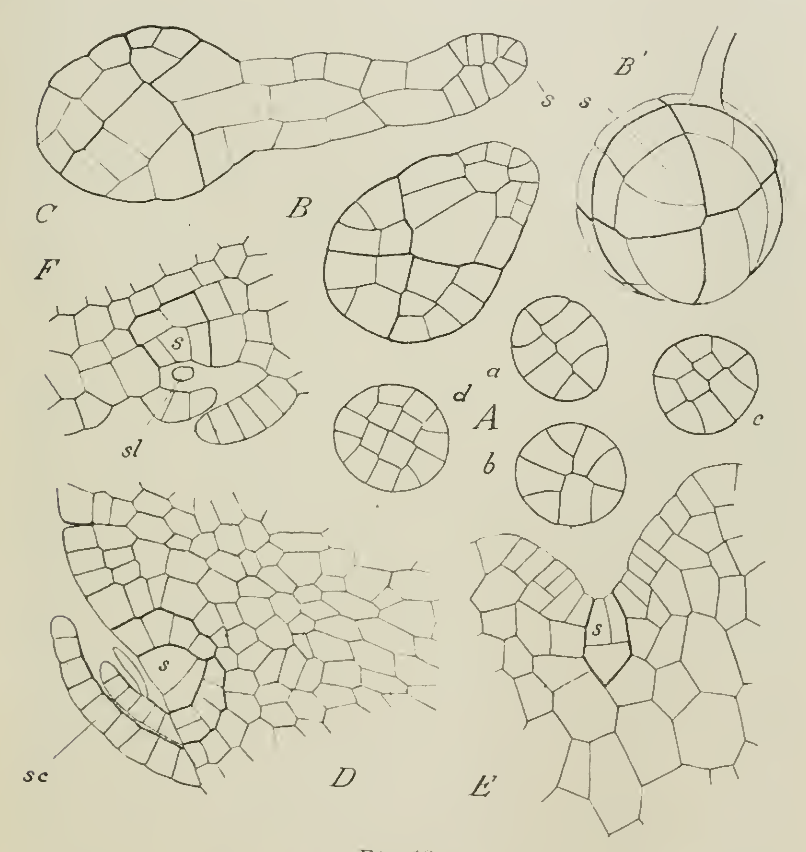



Fig. 13.

A. Sporen aus einer reifen Sporenkapsel $^{220}/_1$. B. C, aussprossende Sporen, B' von d. dem Sproß entgegengesetzten Seite gesehen. $^{220}/_1$. D, E, F. Vegetationspunkt. D medianer Schnitt. E von oben, F Querschnitt. senkrecht zur Längsachse $^{400}/_1$. s. Scheitelzelle. sl. Schleimpapille, sc, Schuppe.

die Teilungen gleichmäßig vor sich gegangen sind, acht typische Scheitelzellen aufweisen, von denen jede die Fähigkeit besitzt, sich zu einem Sprosse zu entwickeln; es bildet aber nur derjenige einen solchen aus, der das meiste Licht empfängt (s. 13 B). Hier und da sieht man auch zwei nebeneinander liegende Oktanten zu Sproßanlagen auswachsen, die sich miteinander vereinigen. Durch abwechselnd nach drei Seiten abgegliederte Seg-

mente entsteht nun ein zylindrisches Gebilde, dessen Streckung wesentlich interkalarem Wachstum zuzuschreiben ist (B, C). Gleichzeitig mit der Tätigkeit der Scheitelzelle finden auch in den entstandenen Segmenten Teilungen statt; durch eine perikline Wand werden eine Innen- und eine Außenzelle gebildet, in denen dann abwechselnd antikline und perikline Wände auftreten. Die Gliederung der Segmentzellen und die Teilung der Scheitelzelle fallen jedoch nicht immer zusammen: es kommt vor, daß sich das jüngste Segment schon geteilt hat, bevor ein anderes abgeschnitten ist: oft werden aber auch mehrere Segmente gebildet, bevor eine Teilung in einem derselben wahrgenommen werden kann (C). Es erfolgt also die Zellteilung nicht immer in derselben bestimmten Regelmäßigkeit; die Verschiedenheiten werden teilweise durch äußere Einflüsse, wie Intensität des Lichtes, Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Menge der gelösten Nährstoffe, teilweise wohl auch durch innere Ursachen bedingt. Bei schwachem Licht und größerer Luftfeuchtigkeit entwickelt sich das zylindrische Pflänzchen unverändert weiter: bei genügend starker Beleuchtung und gemäßigtem Feuchtigkeitsgehalt wird aber der bisher positiv heliotropische Sproß transversal heliotropisch. Die eine Seite der Sproßspitze ist nunmehr beschattet, wodurch ihr Wachstum etwas gehemmt wird. Die Teilungen in den Segmenten auf der belichteten Seite erfolgen rascher: diese eilt durch ihr Wachstum der Scheitelzelle gleichsam voran und drängt sie auf die Unterseite. Die schräg auswärts nach unten abgegliederten Segmente rücken infolge der Beschattung auf die Seite, um in günstigere Lichtverhältnisse zu kommen, und werden dadurch in ihrem Wachstum so gefördert, daß auch die Oberseite überholt wird und die Scheitelzelle in eine tiefe Bucht, die sogenannte Scheitelbucht, zu liegen kommt.[1]) Infolgedessen erfährt ihre Form eine Veränderung; an ihrer Außenfläche, wo sie bis anhin am breitesten war, wird sie durch die im Wachstum voraneilenden, seitlichen Partien eingeengt, so zusagen zusammengedrückt, wodurch ihre größte Breite weiter nach hinten, ungefähr in die Mitte ihrer Längenachse, rückt (vgl. Fig. 13 E). Diese Änderung der Form bewirkt, daß die Segmentierung nicht mehr in der bisherigen Weise vor sich gehen kann; von nun an sieht man, daß Segmente nach allen vier Seiten, oben und unten, rechts und links abgegeben werden, wodurch der Thallus massiger wird. Wir haben jetzt statt der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle eine keilförmige, eine sogenannte Scheitelkante (D, E, F)[2]) Der Übergang scheint so stattzufinden, daß da,

[1]) Auch die Laubmoose wachsen mit einer dreiseitigen Scheitelzelle. Die definitive Blattstellung kommt aber ebenfalls erst durch eine nachträgliche Verschiebung der Segmente in seitl. Richtung zustande. Diese findet so früh statt, daß sie beim 9. Segment ihre definitive Größe erreicht hat, Dann hat die eigentliche Stengelbildung noch nicht oder eben erst begonnen. Die Verschiebung zeigt sich darin, daß der Winkel, den Außen- und Innenkante des Segmentes bilden, mit dem Alter zunimmt. (Vgl. Correns, Üb. Scheitelwachstum, Blattstellung etc. bei den Laubmoosstämmchen. (Bot. Unt. Festschrift f. Schwendener. 1899. p. 385—420.)

[2]) Kny, Üb. falsche u. echte Dichotomie i. Pflanzenreiche. (Bot. Zeit. 1872. Sp. 341 f. 699 f.)

wo die zusammengepreßte Scheitelzelle am breitesten ist, eine Wand auftritt, welche parallel zur unteren, hinteren Seitenlinie der Pyramide verläuft, auf allen vier Wänden derselben aber ungefähr senkrecht steht. Die hierdurch nach vorn abgegliederte Zelle besitzt demnach eine freie, schwach gewölbte Außenwand, zwei nach vorn und unten schwach konvergierende Seitenwände und zwei mit letzeren einen rechten Winkel bildenden, leicht gebogenen, nach rückwärts sich schneidenden Wänden, von denen die eine nahezu horizontal gelegen ist, während die andere sich mehr der vertikalen Lage nähert (Fig. 13, D, E, F). Die neue Segmentierung findet in der Weise statt, daß abwechselnd oben und unten und auf den beiden Seiten durch antikline, je zu einer der vier Seitenflächen der Scheitelzelle parallele Wände Zellen abgeschnitten werden, von denen die seitlichen annähernd die gleiche Form haben wie die Scheitelzelle selbst. Ihre Entstehung zeigt auch, daß sie derselben anfangs vollständig gleichwertig sind; welche der beiden Tochterzellen bei einer seitlichen Segmentierung zur Scheitelzelle werden wird, hängt von der medianen Lage und besonders der Abgabe neuer Segmente ab.[1])

Um die Bedingungen kennen zu lernen, welche die Keimungsvorgänge beeinflussen, wurden eine größere Anzahl von Versuchen angestellt. Zunächst wurden Sporen ausgesät auf gewöhnliches und destilliertes Wasser, in $^1/_4$ % Knopsche Nährlösung und in Zuckerlösung von 5 % Konzentration. Es ergab sich, daß die Rhizoiden stets entstehen, wenn die Sporen genügend Wasser finden. In der Schnelligkeit und Art der Ausbildung bestehen aber Unterschiede; in der Knopschen Nährlösung entwickelten sich die Rhizoiden langsamer als in den andern verwendeten Flüssigkeiten und erreichten nicht dieselbe Länge. Ähnliche Resultate gewann Benecke bei Untersuchung der Brutknospenkeimung von *Lunularia cruciata*[2]). Er schreibt dieses Verhalten der Rhizoiden dem Vorhandensein von N zu, dessen Fehlen die Sporen zur Bildung längerer Rhizoiden zwingt, und nennt es „Etiolement infolge N-Hungers." In wenigen Tagen stehen aber die nach N hungernden Kulturen den mit Nährlösung behandelten nach; diese entwickeln sich besser und weiter als die andern, die allmählich mangels an Nährstoffen zu degenerieren anfangen. Im destillierten Wasser waren die Rhizoiden oft leicht hin und her gewunden, was auch in der freien Natur häufig vorkommt. In der Zuckerlösung zeigten sie sich kork-

---

[1]) Kny vermeidet bei ähnlichen Fällen (*Marchantia polym.*, *Aspidium filix Mas*) sorgfältig die Bezeichnung Scheitelzelle und gebraucht statt dessen den Ausdruck „gleichwertige terminale Randzellen." Obwohl es gewiß möglich ist, daß durch stärkeres Breitenwachstum auf der einen Seite der Scheitelregion die bisherige, mediane Scheitelzelle zur Seite gedrängt werden und ihre axiale Stellung dauernd einbüßen kann, ziehe ich es doch vor, die übliche, einfache, klare Ausdrucksweise „Scheitelzelle" weiter zu verwenden. Auch der Name „Initialzelle" wäre eine passende Bezeichnung.

[2]) Benecke, Üb. d. Keimung d. Brutknospen v. *Lunul. cruc.* (Bot. Zeit. 1903. Abt. I. Heft 1. p. 19, 41.)

zieherartig gewunden, waren am Ende keulenförmig angeschwollen und besaßen dort eine verdickte Membran.

Die Lage der Rhizoidinitialzellen an der Oberfläche der Spore ist eine sehr wechselnde, unbestimmte; sie stehen oft nahe beisammen, können einander aber auch diametral gegenüberliegen. Wenn drei Rhizoiden vorhanden sind, so sind ihre Initialen nicht selten gleichmäßig über den Umfang der Spore verteilt, selbst bei einseitigem Licht. Daraus folgt, daß die ersten Rhizoiden nicht an eine durch äußere Einflüsse bestimmte Stelle der Sporen gebunden sind. Auch bilden sie sich sowohl im Dunkeln wie im diffusen und hellen Tageslicht.

Spielt also das Licht bei der Anlage der Rhizoiden an der Spore keine Rolle, so ist es von um so größerer Wichtigkeit für die Bildung des aus der Spore hervortretenden Sprosses. Im Dunkeln tritt keine Sproßbildung ein; das Chlorophyll, das in der Spore schon bei der Aussaat enthalten ist, geht nach längerer Zeit zugrunde. Um die Wirkung einseitigen Lichtes zu ermitteln, wurden mehrere einer photographischen Kamera ähnliche Kammern aus Pappdeckeln verwendet, die eine Tiefe von ungefähr 40 cm besaßen und in der vordern Wandung eine kreisrunde Öffnung von 8 cm Durchmesser hatten. Durch diese fand das Licht Zutritt.[1]) In „feuchten Kammern“ erfolgte Aussaaten wurden in verschiedener Entfernung von der Lichtquelle angebracht, so daß das diffuse Tageslicht schief auf dieselben auffiel. Es konnte dabei u. a. konstatiert werden, daß die Fähigkeit der Sproßbildung ungefähr proportional der Entfernung von der Lichtquelle ist; die nächsten Sporen sproßten aus, die entferntesten starben rasch ab, diejenigen mit mittlerer Entfernung blieben grün, trieben aber keine Sprosse. Durch allmähliches Steigern der Lichtmenge konnten auch Sporen in größerer Distanz zum Aussprossen gebracht werden. Wenn Sporen, die einige Tage zu wenig Licht erhalten hatten, um sich entwickeln zu können, stärkerer Beleuchtung ausgesetzt wurden, trat auch bei ihnen Sproßbildung ein. Es ist demnach Licht von genügender Intensität eine der ersten Bedingungen für die Bildung eines Pflänzchens. Direktes Sonnenlicht wirkt zerstörend auf die Kulturen; es ist also ein Licht von mittlerer Intensität am günstigsten. Dieses experimentelle Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen, die man an den natürlichen Standorten mit jungen Pflänzchen machen kann, überein. *Fegatella* wird nie an Stellen gefunden, die auch nur zeitweise von der Sonne beschienen werden; ebensowenig im tiefen Waldesdunkel. Sie liebt schattige, aber nicht zu dunkle Stellen; an Bächen findet sie sich meist nur am einen, beschatteten Ufer.

Die oben erwähnten Versuche ergaben ferner, daß die jungen Sprosse bei unveränderter Einfallsrichtung des Lichtes diesem

[1]) Indem flache Flaschen, die mit Kupferoxyammoniak- oder Kaliumbichromatlösung gefüllt waren, vor die Mündung gebracht wurden, konnte auch die Wirkung des einseitigen homogenen Lichtes studiert werden.

entgegenwachsen, also positiv heliotropisch sind. Waren die Lichtstrahlen parallel der Unterlage der Sporen, so schmiegten sich die Pflänzchen derselben an; bei schief einfallendem Licht hoben sie sich schief vom Boden ab. Wurde dieselbe senkrecht vom Lichte getroffen, so bildeten auch die Sprosse einen rechten Winkel mit ihr[1]. Die Spitze des Sprosses ist deshalb immer am stärksten beleuchtet; man findet in der Scheitelgegend auch die größte Menge von Chlorophyllkörnern, so daß dieselbe intensiv grün ist, während die mehr zurückliegenden Partien nur blaßgrün sind. Hierdurch wird die Beobachtung des Verlaufs der Zellwände in der Nähe des Vegetationspunktes an lebenden Pflanzen sehr erschwert. Bei allseitigem Lichte wachsen die Sprosse dem Maximum desselben entgegen.

Auch die Länge der Sporen hängt, ähnlich wie diejenige der Stiele der Sporogonrezeptakeln, wesentlich von der Intensität des Lichtes ab. Bei schwachem Licht werden sie bedeutend länger als bei starkem, dafür bleiben sie schmäler. Die gleiche Wirkung übt eine sehr feuchte Atmosphäre aus. Werden die jungen Pflänzchen längere Zeit unter dem Einflusse dieser Faktoren, schwachem Licht und feuchter Luft, belassen, so wachsen sie auch unverändert weiter, d. h. sie zeigen stets zylindrische Gestalt und wachsen in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles. Wirken dagegen Licht von genügender Intensität und Luft mit nicht zu großem Feuchtigkeitsgehalt auf die Pflänzchen ein, so beginnen die Sprosse bald sich am Ende in die Fläche auszubreiten; diese aber ist transversal heliotropisch und stellt sich daher senkrecht zum einfallenden Lichte. Werden die früheren Bedingungen wieder hergestellt, so wird der Sproß wiederum lang und schmal und positiv heliotropisch.

Um zu erfahren, ob das Licht schon von Anfang an die Stelle der Spore bestimme, aus welcher der Sproß hervortritt, wurden in der angegebenen Weise eine größere Zahl von Aussaaten auf Objektträgern mit angeheftetem Filtrierpapier gemacht und letztere senkrecht zum einseitig einfallenden Lichte aufgestellt. Einige derselben wurden je nach 3—4 Tagen umgekehrt, so daß die belichtet gewesene Seite nunmehr unbelichtet war; das Licht mußte jetzt die Unterlage, das feuchte Filtrierpapier, durchdringen, bevor es die Sporen traf. Vermittelst geeigneter Blendschirme wurde dafür gesorgt, daß die Lichtintensität unter allen Umständen die gleiche war[2]. Es ergab sich folgendes: Von der Aussaat bis zum Hervortreten des Sprosses dauerte es normalerweise zehn Tage. Die während dieser Zeit

[1]) Bei den Versuchen zur Beobachtung der Sproßbildung wurden besonders Aussaaten auf sterilisierter Torferde, sowie auf mit 1/4 % Knopschen Nährlösung getränktem, weißem Filtrierpapier ausgeführt. Letztere Kulturen, bei denen Objektträger als Unterlage für das Filtrierpapier dienten, konnten in jede beliebige Lage gebracht werden; auch konnte man die Objekte stets unter dem Mikroskop, selbst bei stärkerer Vergrößerung, kontrollieren.

[2]) Nach dem Vorgehen Winklers (Üb. d. Einfluß äuß. Fakt. auf d. Teil von *Cystosira barbata*. Ber. deutsch. bot. Ges. XVIII. 1900) fixierte ich

umgekehrten Objektträger wiesen später Sprosse auf, welche dem Lichte und demnach auch der Unterlage zugerichtet waren. Dieselben waren nur kurz, breit, etwas plattgedrückt; die Sporen, leicht kenntlich an den derberen Zellwänden, unter denen besonders diejenigen der Oktanten deutlich ersichtlich waren (Fig. 13, B), sowie an den Rhizoiden mit ihren Ursprungszellen, zeigten sich leicht vom Substrat abgehoben. Bei seitlicher Ansicht war eine große Zahl von Rhizoiden zu erkennen, die alle von der Unterlage weggerichtet waren, sich also als negativ heliotropisch erwiesen. Bei den bis zur Aussprossung unverändert belassenen Objekten waren die Sprosse ebenfalls auf der dem Lichte zugekehrten Seite entstanden und wandten sich deshalb senkrecht von der Unterlage ab. Wurden sie jetzt umgekehrt, so wuchsen sie zunächst noch in der gleichen Richtung weiter, modifizierten aber ihr Wachstum bald so, daß sich der Scheitel senkrecht zum einfallenden Licht stellte, also in die normale, auch bei erwachsenen Pflanzen vorkommende Lage gebracht wurde, oder sie gingen zu Grunde. Die mit der Umkehrung entstandenen Rhizoiden zeigten sich negativ heliotropisch und waren von der Unterlage abgewendet, während alle früheren ins Filtrierpapier eingedrungen waren. Die von Anfang an ungestört entwickelten Pflanzen erwiesen sich als die schönsten und kräftigsten; sie legten am 20. Tage nach der Aussaat eine Scheitelbucht an und richteten sich transversal heliotropisch auf.

Diese Beobachtungen zeigen, daß sich der hervortretende Sproß immer aus demjenigen Oktanten der Spore entwickelt, welcher dem Licht zugewendet ist[1]). So lange die Weiterbildung eines Oktanten noch nicht begonnen hat, ist jeder zur Sproßbildung befähigt; es kann also durch entsprechende Abänderung der Belichtung auch aus einem ursprünglich vom Lichtquell abgewendeten Oktanten ein Sproß erzogen werden. Hat die Bildung des Sprosses aber einmal begonnen, so kann sein weiteres Wachstum nicht mehr dadurch gehemmt werden, daß ein anderer Oktant nunmehr in die bezüglich des Lichtes günstigste Lage gebracht wird.

Das unter normalen Verhältnissen wachsende Pflänzchen entwickelt sich so, daß die dem Licht zugekehrte Seite zur morphologischen Oberseite wird, welche die Spaltöffnungen aufweist, während sich auf der entgegengesetzten Seite die Rhi-

---

Sporen auch mit Gelatine auf Objektträgern, ebenso mit Eiweiß etc. Mit Gelatine entwickelten sich die Sporen eine Zeit lang normal, bald aber traten trotz allen Vorsichtsmaßregeln Bakterien auf, welche die Kulturen, die bis zum Aussprossen längere Zeit hätten brauchen müssen, unverwendbar machten.

[1]) Auch dann, wenn die Drehung des einfallenden Lichtes statt 180° nur 90° betrug, entwickelte sich der jetzt das Maximum von Licht erhaltende Oktant zum Sprosse. Diese Änderung des Lichteinfalls wurde dadurch bewirkt, daß die horizontal liegenden Objektträger um 180° in ihrer Ebene gedreht wurden; da das Licht schief auffiel, war die tatsächliche Änderung des Lichtwinkels nur etwa 90°.

zoiden ausbilden. Am Sproßende werden keine solchen angelegt, sie bilden sich erst in einiger Entfernung vom Scheitel und treten etwa am dritten Tage nach dem Aussprossen auf; sie gehören dem Typus der glatten Rhizoiden an. Da das aus der Spore tretende Pflänzchen zylindrisch ist, so ist eine Bilateralität desselben vorher noch nicht zu erkennen, um so weniger, da auch noch keine Spaltöffnungen wahrgenommen werden können. Wenn aber Sproßrhizoiden einmal gebildet werden, so entstehen sie alle auf der dem Lichte abgewendeten Seite. Um zu sehen, ob die nunmehr vorhandene Bilateralität noch umkehrbar sei, wurden die Objektträger mit den Kulturen so um 180° gedreht, daß die bisherige Unterseite mit den Rhizoiden nach oben zu liegen kam, also dem Lichte zugekehrt war. Alle neuen Rhizoiden wurden auf der jetzigen Oberseite angelegt; nur in seltenen Fällen konnte auch auf der entgegengesetzten Seite die Anlage eines Rhizoids beobachtet werden. Dagegen konnte man kurze Zeit nach der Drehung des Objekts die jüngsten Rhizoiden auf der Seite entstehend wahrnehmen, also weder auf der jetzigen Ober- noch auf der Unterseite, während die älteren, längeren, in größerer Nähe der Spore entstandenen noch halb und weiter zurück ganz nach oben schauten. Daraus schon, bei älteren Pflanzen noch besser, ließ sich deutlich erkennen, daß der Sproß eine Drehung um seine eigene Achse, eine Torsion ausführte, um die schon anfangs vorgebildete Unterseite, die gewaltsam nach oben gekehrt worden war, wieder in die frühere Lage zu bringen. Die Bilateralität war demnach am dritten Tage nach dem Aussprossen, als die Rhizoiden entstanden, bereits fixiert und konnte nicht mehr umgekehrt werden.

Die gleichen Versuche wie die genannten, die im natürlichen Lichte, dem diffusen Tageslicht, angestellt wurden, kamen auch bei Anwendung homogenen, farbigen Lichtes, Orange und Blau, zur Ausführung. Es wurden neben den oben erwähnten Kammern (pag. 376, Anm.) die bekannten Sachsschen doppelwandigen Glasglocken verwendet, deren Außenraum mit Kalibichromat- oder Kupferoxydammoniak-Lösung gefüllt war. Die Resultate sind die gleichen wie im gemischten: auffällige Verschiedenheiten konnten keine konstatiert werden. Das blaue Licht begünstigt das Wachstum, was eine allgemeine Erscheinung in der Pflanzenwelt ist. Der Zeitpunkt, in dem die Scheitelbucht auftritt, wird früher erreicht.

Mit der Flächenausbildung des Sprosses stellt er sich, wie bereits des öfteren erwähnt wurde, senkrecht zur Richtung des auffallenden Lichts. Die anfängliche Oberseite geht unter allen Umständen in diejenige des Thallus über, beim Abwärtswachsen des Sprosses direkt durch einfache Umbiegung, beim Aufwärtswachsen durch gleichzeitige Deckung desselben. Gelingt es nicht, sie in die richtige Lage zu bringen, so geht das Pflänzchen zugrunde. Die Sprosse sind also, wie der Thallus der entwickelten Pflanze, ausgesprochen transversal heliotropisch. Dagegen können sie nicht transversal geotropisch genannt werden: im Hinter-

grunde von Höhlen findet man oft Pflanzen, deren Thallus so gestellt ist, daß er beinahe senkrecht auf der mehr oder weniger wagrechten Gesteinsunterlage steht[1]; so empfängt er das Licht, dessen Strahlen wagerecht in den Raum eindringen, direkt.

Ein Vergleich mit andern *Marchantiaceen* ergibt, daß der Keimungsvorgang bei *Fegatella* inbezug auf morphologische Gestaltung wesentlich reduziert ist[2]. Bei der für diese Familie typischen Keimung wird zunächst ein fadenförmiger, mehrzelliger Keimschlauch, ein Protonema, gebildet, dessen Wachstum ein begrenztes ist. Die Endzelle desselben schwillt kopfförmig an und wird zunächst durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt, deren obere durch Längswände in vier Quadranten zerfällt, während sich die untere meist nur in zwei bis drei Zellen gliedert. Dieser Zellkörper ist die Keimscheibe, die noch weiter in die Breite wachsen kann. Die Anlage des jungen Pflänzchens geht immer aus einem der vier oberen Quadranten hervor; in den andern erlischt das Wachstum nach kurzer Zeit. Es ist zwar jeder Quadrant zur Weiterbildung befähigt; es entwickelt sich aber nur derjenige, der dem Lichte zugekehrt ist. Für die Sproßbildung ist Licht von bestimmter Intensität notwendig; die Pflanze wächst zunächst dem Lichte entgegen; die beleuchtete Oberseite wird auch zur anatomischen, und die Bilateralität ist, sobald einmal ausgeprägt, unwiderruflich fixiert. Aus einer Vergleichung dieses Verhaltens, das z. B. für *Marchantia polymorpha* angegeben worden ist, mit der Keimung von *Fegatella* ergibt sich, daß der Sproß, der hier unmittelbar aus der Spore hervorgeht, dem jungen *Marchantia*-Pflänzchen vollständig gleichwertig ist. Bei *Fegatella* ist die Bildung eines Keimschlauchs gänzlich unterblieben; die Zellgruppe, die in den Sporen schon vor ihrer Aussaat entsteht, entspricht der Keimscheibe von *Marchantia*. Während aber bei dieser nur ein Quadrant des oberen Stockwerks zum Sprosse werden kann, weil es eben bei seiner Bildung die dem Lichte zugekehrte Hälfte ist, besitzt bei *Fegatella* jeder Quadrant diese Fähigkeit, da die Oktantenbildung unabhängig vom Lichte im Sporogon geschieht.

Ähnlich wie *Fegatella* verhalten sich einige weitere Lebermoose, so *Pellia* und *Dendroceros*, deren Sporen ebenfalls schon im Sporogon keimen[3]. Nach Lampa bilden auch *Radula*, *Scapania*, *Targionia* keinen Keimschlauch, ihre Sporen teilen sich aber nicht schon in der Sporenkapsel, sondern erst in der Erde[4]; sie nehmen demnach eine Mittelstellung zwischen *Marchantia* und *Fegatella* ein.

[1]) Z. B. in der Höhle von Thaingen bei Schaffhausen.

[2]) Leitgeb, Unt. üb. d. Leberm., VI; Leitgeb, D. Keimung d. Lebermoossp. in ihr. Bez. z. Licht. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. 1876. Abt. 1. p. 425/35), Göbel, Org. pag. 329/38; Lampa, Unters. an ein. Lebermoosen. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. 1902. Bd. 111. Abt. I. pag. 1177/87.)

[3]) Göbel, l. c., pag. 329.

[4]) Lampa, l. c., pag. 1184.

Daß der Keimschlauch bei *Fegatella* nicht mehr zur Ausbildung gelangt, ist offenbar durch Anpassung an äußere Faktoren bedingt worden. Die Sporen werden wie diejenigen von *Pellia* in den ersten Frühlingstagen ausgestreut: man findet beide Pflanzen untereinander gemischt an denselben Standorten. Für die Keimung sind, wie oben gezeigt worden, Feuchtigkeit und genügendes Licht notwendig; erstere wird durch das Vorkommen an feuchten Stellen gesichert, letzteres dadurch gewährleistet, daß zur Zeit der Keimung die meisten umgebenden Pflanzen noch mehr oder weniger unbelaubt sind und dem Maximum von diffusem Tageslicht den Zutritt lassen. Diese Erhöhung der Lichtintensität ist nicht gleichgiltig; bei andern Lebermoosen wird die Erreichung der nötigen Lichtmenge für das Pflänzchen gerade durch den Keimschlauch ermöglicht, der um so länger wird, je schwächer das Licht ist[1]. Durch Reduktion des zarten Keimschlauchs bei *Fegatella* wird auch rascher eine von äußern Einflüssen weniger bedrohte, resistenz- und regenerationsfähige Pflanze herangebildet[2].

Die günstigen Bedingungen, welche die Sporen von *Fegatella* schon zur Zeit ihrer Aussaat umgeben, machen es auch erklärlich, daß die Dauer der Keimfähigkeit eine sehr beschränkte ist. Am ehesten keimen sie, wenn sie unmittelbar nach der Aussaat auf das Substrat gelangen; wenn sie 8 Tage lufttrocken aufbewahrt worden sind, sind nicht mehr alle zur Aussprossung fähig. Nach Verlauf von 3—4 Wochen entwickeln sich nur noch ganz vereinzelte Sporen.

## VI. Entwicklung des Thallus.

Die Bildung des Thallus geht, wenn die Keimpflanze aus dem Stadium des zylindrischen Sprosses in dasjenige des Flächenwachstums übergegangen ist, durch Segmentierung der keilförmigen Scheitelzelle vor sich (p. 375). Die Segmente werden nach vier Seiten hin abgeschnitten; durch perikline und antikline Wände werden nun Zellen gebildet, so daß allmählich ein massiger Gewebekörper, der Thallus, entsteht. Die seitlichen Randzellen der Scheitelkante werden infolge der wiederholten Längsteilungen in der Scheitelregion mehr und mehr von der Medianen ab- und nach den flügelförmigen Rändern des Thallus hinübergedrängt. Da sie jetzt eine lebhaftere Zellteilung aufweisen als die der Scheitelzelle zunächst gelegenen Zellen, mit der Entfernung von der Medianlinie aber immer mehr nur senkrecht zur Oberfläche stehende Wände gebildet werden, wird der Thallus gegen den Rand hin stets dünner und zuletzt einschichtig.

Die normale Verzweigung erfolgt, wie bei *Marchantia polymorpha* und den andern *Marchantiaceen*, durch echte Gabe-

[1]) Göbel, Org., pag. 334.
[2]) Ähnlich wie durch die Viviparie bei höhern Pflanzen.

lung. Die Scheitelzelle verbreitert sich: dann teilt sie sich durch eine Wand in zwei gleich große Zellen, welche sich fortan als gesonderte Scheitelzellen weiterbilden. Zwischen den neuen Vegetationspunkten entsteht ein Mittellappen, welcher die verschmolzenen Innenflügel der Tochtersprosse darstellt, die sich später trennen. Neben der Verzweigung in der Ebene des Thallus erfolgt noch eine weitere auf der Unterseite. Während bei einzelnen Lebermoosen die letztere Form der Verzweigung überwiegt

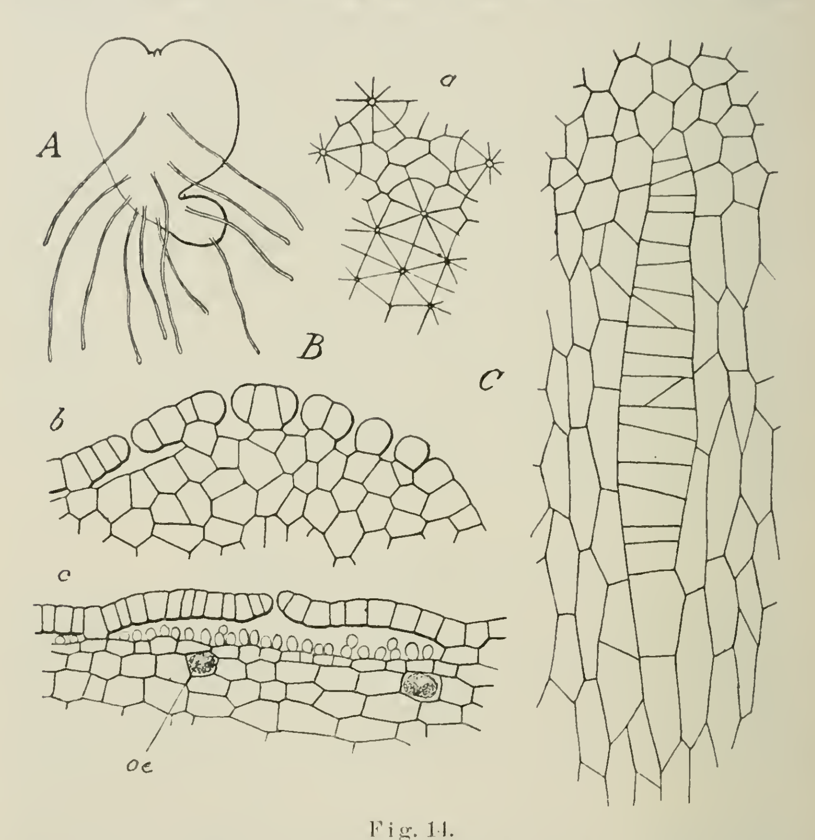



Fig. 14.
A. Junges Pflänzchen, mit noch anhaftender Spore. $^{38}/_1$. B. Entwicklung der Spaltöffnung. a. Scheitelpartie von vorn; b, c. Längsschnitte. $^{400}/_1$. (Vgl. auch Fig. 1, B,C). oe. Ölkörper. C. Junger Schleimschlauch. s. Scheitelpartie, dicht hinter d. Veget. Punkt. $^{400}/_1$

(*Hymenophytum*) und bei anderen beide Arten einander das Gleichgewicht halten (*Plagiochasma*, *Clevea*)[1], tritt bei *Fegatella* die ventrale Verzweigung zurück und stellt eine Form der vegetativen Vermehrung dar. Im Herbst findet die Bildung gegliederter Thallome dadurch statt, daß die Ausbildung der Laminarfläche unterbleibt: es werden Winterknospen gebildet.

[1]) Göbel, Org. p. 248—49.

Die Entwicklung und Differenzierung der einzelnen Gewebe findet auf folgende Weise statt. Die Luftkammern werden dicht über dem Vegetationspunkt angelegt. Wo vier Oberflächenzellen zusammenstoßen, entsteht ein Interzellularraum, der eine schmale Grube darstellt. (Fig. 14 B a b). Diese Gruben werden allmählich vertieft und verbreitert; die peripheren Zellen teilen sich nur antiklinal und bilden so die Decke derselben. Indem in den vier genannten Zellen zunächst diagonale Wände auftreten, finden wir ein Grübchen von sechs bis acht Zellen umgeben (B a). Es werden keine neuen Radiärwände mehr gebildet, sondern nur tangentiale in größerer Anzahl; das Ergebnis ist in unmittelbarer Umgebung der Grubenöffnung, unter welcher unterdessen ein größerer Luftraum entstanden, eine Anzahl von Ringen, meist fünf bis sechs, die alle aus sechs bis acht Zellen bestehen (Fig. 1 C.). Beim weiteren Wachstum der Epidermis, bei dem neue Teilungen nur außerhalb dieser Ringe eintreten, werden die letzteren etwas über die Thallusfläche emporgepreßt (Fig. 14 c) und bilden so die Atemöffnungen. Zwischen den einzelnen Lufträumen bleiben Kammerwände übrig, in denen meist nur zur Oberfläche parallele Wände vorkommen; sie bleiben demnach einschichtig. An der Basis der Kammern sprossen kugelige Zellen hervor (c), welche zu Zellfäden werden und sich verzweigen können. Die in den seitlichen Teilen der Lufträume sich befindenden verwachsen gewöhnlich mit der einschichtigen Epidermis; diejenigen unter den Atemöffnungen erfahren eine besondere Ausbildung. Sie zeichnen sich von den anderen Fäden bald dadurch aus, daß ihre obersten Zellen gegen die Öffnung hin in einen langen, spitzen, chlorophyllosen Fortsatz, den „Schnabel“, verlängert sind (Fig. 1 B).

Die Ventralschuppen entstehen in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes (Fig. 3, Fig. 13, D, F). Schon das erste bauchständige Segment wächst, nachdem eine mediane Längsteilung stattgefunden hat, zu einer Ausstülpung aus, aus welcher hierauf eine schleimhaltige Papille entsteht. Diese legt sich der Scheitelzelle dicht an. Auf der dieser abgewendeten Seite entsteht an der Basis, noch bevor die Papille fertig gebildet ist, eine Anschwellung, welche dieselbe bald bedeutend an Größe übertrifft und sich fortgesetzt senkrecht zur Außenfläche teilt, so daß eine Zellfläche mit breiter Basis entsteht, die Schuppe. Da die Zellteilungen rasch stattfinden, wird sie durch die Scheitelfurche hindurch nach der Dorsalseite verschoben; sie legt sich schützend über den Vegetationspunkt hin. Die Anlage der Schleimpapillen und damit der Schuppen geschieht abwechselnd zu beiden Seiten der Medianen; deshalb greifen die Schuppen zwischen einander hinein und liegen über dem Scheitel wie die Blätter eines Buches, um so einen sichern Schutz gegen Austrocknung und zu starke Befeuchtung zugleich zu bilden. Bei der weitern Flächenausdehnung der Schuppen werden ihre Ränder in der engen Scheitelmulde durch die Flügel des Thallus nach außen

umgebogen: es entsteht so eine Einschnürung, welche der Weite der Mulde entspricht.

Die Schuppen bestehen nunmehr aus zwei Teilen: der an der Unterseite inserierten eigentlichen Schuppe und dem Schuppenanhängsel, dessen Zellwände immer tiefrot gefärbt sind. Bei der Sproßstreckung werden die Schuppenanhängsel nach der Ventralseite zurückgezogen, was leicht möglich ist, da sie durch die neu entstehenden Schuppen von der Scheitelzelle weg und in den weitern Teil der Mulde hinausgedrängt worden sind. Doch ist ihre Funktion erfüllt, und in einiger Entfernung vom Scheitel fallen sie ab. Die Insertion der eigentlichen Schuppen ist von der anfänglich queren beim Wachstum des Thallus in eine längsgerichtete übergegangen. Da die freien Ränder nach innen gelegen sind, bilden sie jetzt einen Kanal, in welchem die Zäpfchenrhizoiden verlaufen (Fig. 2 A).

Die Entwicklung der Rhizoiden erfolgt von der unteren Epidermis aus. Ihr erstes Auftreten kennzeichnet sich durch eine papillenartige Hervorragung oder Hervorwölbung der äußern Wandung der Epidermiszellen. Da in der Umgebung einer solchen Rhizoideninitiale noch weitere Teilungen vor sich gehen, sehen wir dieselben bald als größere Zellen die untere, zwei- bis dreischichtige Epidermis durchsetzen (Fig. 1 A). Das Wachstum der Rhizoiden ist Spitzenwachstum. Dicht hinter dem Scheitel ist das Wachstumsvermögen erloschen. Die Zäpfchen der Zäpfchenrhizoiden entstehen erst etwas weiter zurück. Am vordersten Teil des Sprosses entstehen keine Rhizoiden; zuerst treten die glatten, weiter nach hinten dann auch die Zäpfchenrhizoiden auf.

Die Schleimorgane werden schon sehr nahe am Vegetationspunkt angelegt (Fig. 14 C). Sie erscheinen hier als Zellreihen, deren Zellen breiter sind als lang, während die umgebenden Zellen mit Ausnahme derjenigen des Scheitels, mehr längliche Form haben. Es treten in ihnen gelegentlich auch schiefe Wände auf, seltener Längswände. Die Membranen dieser ersten Schleimzellen unterscheiden sich nicht von denjenigen der umliegenden Zellen, wohl aber der Inhalt. In jüngeren Stadien erfüllt ein feinkörniges Plasma den ganzen Innenraum. Chlorophyllkörner und Stärke fehlen dagegen. Mit wachsender Entfernung vom Scheitel werden die dünnen Membranen verdickt durch eine homogene, stark lichtbrechende Substanz, die zunächst eine dünne Lamella darstellt, dann aber rasch zu größerer Dicke heranwächst und das Lumen beinahe vollständig ausfüllt. Gleichzeitig werden die Zellen größer und strecken sich dabei etwas in die Länge. Zuletzt ist alles Plasma in der Schleimbildung aufgegangen.

In ähnlicher Weise werden die einzelnen Schleimzellen angelegt. Auch sie treten schon nahe am Scheitel auf; ebenso die Ölkörper. In den Ölkörperzellen wird zuerst das Stroma sichtbar, in dem allmählich dann auch die Öltröpfchen wahrgenommen werden können.

Am Ende der Vegetationszeit, im Oktober oder November, stellt der Thallus sein bisheriges Längen- und Breitenwachstum ein, meist in dem Moment, da eine Gabelung des Vegetationspunktes stattgefunden hat. Das gemeinsame Fußstück wird durch interkalares Wachstum zu einem zapfenförmigen Fortsatz. Die Seitenränder rollen sich ein wenig nach oben ein, und die intensiv rot gefärbten Schuppen legen sich über dem Ganzen schützend zusammen. In diesem Zustand macht der Sproß die Winterruhe durch: er ist zur Winterknospe geworden (Taf. XIII) Wenn im Frühjahr das Wachstum wieder aufgenommen wird, so entwickeln sich die beiden Scheitel zu normalen Sprossen; die eingeschlagenen Ränder werden flach gelegt und die Schuppen bei der Streckung auf die Ventralseite zurückgezogen. Der eine der beiden Vegetationspunkte kann sich aber auch zu einem Sexualsproß entwickeln.

Nicht immer jedoch werden Winterknospen ausgebildet. Der Scheitel behält sein bisheriges Aussehen bei, und der Thallus unterscheidet sich nicht von einem gewöhnlichen (Taf. XIII). Nach Leitgeb unterbleibt die Entwicklung des Wintertriebes dann, wenn zur Zeit, da er angelegt werden sollte, nicht eine Gabelung eingetreten ist.

Da sich der Vorgang der Winterknospenbildung alljährlich wiederholt, finden wir stets die auseinander hervorgegangenen Thallome mehrerer Jahre in Verbindung. Die jüngsten Sprosse sind hellgrün und zart, während die vorjährigen eine dunklere Farbe, größere Breite, intensiveren Glanz und zähere, etwas lederartige Konsistenz haben. Die dreijährigen Sprosse sind meist bräunlich, da sie gemeinsam abzusterben anfangen. Die reiche, gabelige Verzweigung bringt es mit sich, daß die älteren Thallome von den jüngeren bald überdeckt werden. So kommt es, daß wir oft drei bis fünf verschiedene Thallusschichten übereinander finden, von denen die untern in verschiedenem Grade im Zerfall begriffen sind und eine reichliche Humusbildung bedingen. Diese kommt selbstverständlich den jüngeren Sprossen zugute.

Auf die Ausbildung der äußern Gestalt haben äußere Faktoren den größten Einfluß. Besonders spielen Licht und Feuchtigkeit eine große Rolle. Im Sonnenlicht gedeihen die Pflanzen nicht; da die Verdunstung zu groß ist, trocknet die Pflanze aus, wobei sich ihre Ränder nach unten einrollen.[1]) Werden die Rasen unter Lichtabschluß gehalten, so treten die bekannten Etiolierungserscheinungen ein. Die neugebildeten Sprosse wachsen senkrecht in die Höhe, sind also negativ geotropisch; die Seitenränder sind dorsalwärts eingerollt. Das Assimilationsgewebe bildet sich nur in Form einzelner Zellen aus, weshalb die Sprosse farblos erscheinen. Dabei zeigen aber die

[1]) Nicht nach oben. Kamerling erwähnt zwar, daß bei *March. polym.*, *Lunul. cruc.*, *Feg. con.* unregelmäßige Krümmungen nach oben vorkommen (Z. Biol. und Phys. d. March. p. 62).

Triebe ein bedeutendes Längenwachstum: die Schuppeninsertionen sind weit auseinander gerückt. Verzweigung und Rhizoidenbildung unterbleiben. Diese Erscheinungen beruhen nicht allein auf dem Lichtmangel, sondern auch auf dem mit dem Lichtabschluß meist zusammengehenden größern Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre und der dadurch herabgesetzten Verdunstung. *Fegatella*pflanzen, die in feuchter Luft bei diffusem Licht kultiviert werden, zeigen nämlich dasselbe starke Längenwachstum mit bedeutender Verschmälerung, Verdünnerung und rinniger Ausbildung der Sprosse: diese sind aber positiv heliotropisch. Die Verzweigung ist eine spärliche; ebenso die Ausbildung von Rhizoiden.

Ähnlich verhalten sich die Sprosse, welche von künstlich im Wasser untergetauchten Rasenstücken ausgebildet werden; sie sind lang, schmal, etwas rinnig und wachsen dem Lichte direkt entgegen. Unter dem Mikroskop zeigen sich die Zellen sehr lang gestreckt: die Atemöffnungen sind sehr klein und weisen nur ein bis zwei Ringe auf, deren innerer keinen scharfen Rand besitzt wie am normalen Thallus, sondern aus im Querschnitt rundlichen Zellen besteht. Die Luftkammern sind sehr lang und schmal; sie treten erst weit hinter dem Scheitel auf und sind wenig zahlreich. Assimilationsgewebe wird keines mehr gebildet. Rhizoiden sind sehr spärlich vorhanden. In den langgestreckten Schuppen sowie in der Epidermis der Ober- und Unterseite fallen die vielen Ölkörperzellen auf. Die Verzweigung ist außerordentlich reduziert. Die Scheitelbucht ist winzig klein, nur mikroskopisch erkennbar. Die Schuppenanhängsel sind auf wenige Zellen beschränkt: die Schuppen legen sich nicht mehr über den Vegetationspunkt her, sondern liegen ihm blos noch auf.[1])

Neben Licht und Feuchtigkeit können noch andere Faktoren Veränderungen im Bau des Thallus bewirken. Die Keimungsversuche an Sporen zeigen, daß ein größerer oder geringerer N-Gehalt des aufgenommenen Wassers die Länge der Rhizoiden beeinflußt. Wahrscheinlich übt auch die übrige Zusammensetzung des Bodens einen gewissen Einfluß auf die Ausbildung des Thallus aus, ähnlich wie bei höheren Pflanzen nach der Bodenunterlage sich verschiedene Varietäten derselben Art oder selbst verschiedene Arten herausgebildet haben (s. unten). Nach Jönsson und Olin[2]) sowie nach Lohmann[3]) ist auch der Fettgehalt der Lebermoose nach den Standorten verschieden. Auf trockenem Boden wachsende Pflanzen sind fettreicher als solche, die an feuchten Stellen vorkommen.

---

1) Nach Schiffner in Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., *Hepaticae*, kommt eine Varietät von *Fegatella conica* im Wasser schwimmend vor; vielleicht weist sie der beschriebenen Wasserform ähnliche Merkmale auf.

2) Jönsson und Olin, D. Fettgehalt d. Moose. 1898. Nach Inhaltsangabe in Just. 1898. 1. p. 218.

3) Lohmann, Beitrag z. Biologie d. Leb. (Bot. Zentralbl. Beih. XV. 1903.)

Es wurde schon im I. Abschnitt erwähnt, daß bei *Fegatella* Änderungen in Form, Farbe, Verzweigung des Thallus usw., also Standortsvarietäten, nicht selten seien.[1] Im folgenden will ich auf einzelne derselben noch näher eingehen.

Etwa 15 Minuten von der auf p. 329 u. 330 näher beschriebenen Stelle entfernt, in einer von offenem Laubwald beschatteten Schlucht, in welcher der Wind nur selten Zutritt findet, kommt ein *Fegatella*-Rasen von größerer Ausdehnung vor, der alljährlich reichlich fruktifiziert. Er wächst an einem steilen Bachufer, das öfters von Sprühregen übergossen wird. Der ganze Thallus ist von gedrungener Gestalt. Die Verzweigung findet in kurzen Abständen statt. Abstehende Rhizoidenbüschel treten schon dicht hinter dem Scheitel auf. Die Luftkammern sind nicht langgestreckt, eher quadratisch. Der sterile Schwestersproß der Antheridienscheiben ist klein oder ganz unterdrückt; die Rezeptakeln erscheinen darum nie als seitliche Aussprossungen des Thallus, sondern bilden anscheinend die axiale Fortsetzung desselben und sind nur von einem schmalen Streifen thallosen Gewebes umgeben (Taf. XII, 1).[2] Im Frühjahr war die ganze Unterseite des Thallus, nicht nur die Schuppen, sowie eine etwa fünf Zellreihen breite Lage im interstitienlosen Gewebe, unmittelbar unter der Luftkammerschicht der Mittelrippe, intensiv rot gefärbt. Die gleiche Färbung wiesen die männlichen Rezeptakeln an der Unterseite sowie in den obern und seitlichen peripherischen Gewebeschichten auf.

Die Reife der Geschlechtsorgane fand schon Mitte Mai statt, also volle zwei bis drei Wochen früher als an dem erstgenannten Standorte. Es liefert diese Tatsache einen Beweis für den Satz Stahls, daß die Pflanzen im Wärme absorbierenden Blattrot ein Mittel besitzen, die Stoff- und Kraftwechselprozesse zu beschleunigen.[3] Durch den Besitz stark rot gefärbter Membranen wurde der betreffende Rasen in den Stand gesetzt, die größere Lichtmenge, die ihn vor der Belaubung der Sträucher und Bäume umgab, rasch auszunützen. Die später gebildeten Sprosse sind denn auch weniger rot oder vollständig grün gefärbt. — Auch die Aussaat der Sporen hatte früher stattgefunden.

Mit der Rotfärbung des Thallus hängt eine andere wichtige Erscheinung eng zusammen, nämlich das Vorkommen von Mykorrhizen. Sämtliche Zellen des Thallus, deren Membranen rot gefärbt sind, zeigen sich mit Pilzhyphen dicht erfüllt. Diese

[1] Diese Bezeichnung im Sinne Kamerlings gebraucht (Z. Biol. u. Phys. d. *March.* p. 59).

[2] Diese Form ist wahrscheinlich identisch mit derjenigen, welche Nees ab Esenbeck, Nat. d. eur. Leb., p. 180, als var. β. decipiens, beschreibt: „lobis masculis pedunculatis, receptaculo angulo margine foliaceo irregulariter lobato cincto." Sie bildete sich nach Nees zwischen den Pflanzen der gewöhnlichen Form u. besaß kleine Felder, so daß sie beinahe einen Thallus von *Preissia* vortäuscht.

[3] Stahl, Üb. bunte Laubblätter. (Ann. du jard. de Buit. Vol. XIII, p. 162.)

sind glattwandig, ohne Querwände, verzweigt und mit körnigem Plasma erfüllt (Taf. XII, 9); sie dringen durch die Tüpfel der Zellwände hindurch, und folgen so dem Wachstum des Thallus bis in die Nähe des Scheitels. Die durcheinander verlaufenden Fäden verstopfen oft die ganze Zelle. Stärke- und Chlorophyllkörner, die in den nicht infizierten Zellen des Speichergewebes stets vorkommen, fehlen hier. Verfolgt man die Fäden in ihrem Verlaufe genauer, so sieht man, daß sie von den glatten Rhizoiden her in das interstitienlose Gewebe eindringen, dieses quer durchziehen und dann die obersten Zellen desselben vollständig ausfüllen. In die chlorophyllhaltigen Zellen des Assimilationsgewebes treten sie nicht ein. Die Rhizoiden sind oft der ganzen Länge nach von Hyphen durchzogen, meist einem einzelnen Faden, seltener mehreren; in den Zäpfchenrhizoiden kommen sie nur ganz ausnahmsweise vor.

Die Mykorrhizen treten bei *Fegatella* überall auf, wo sich eine intensive Rotfärbung des Thallus vorfindet. Die nicht rot gefärbten, grünen Pflanzen zeigen zwar gelegentlich auch einzelne Pilzfäden, aber nur in wenigen Rhizoiden. Golenkin fand sowohl die in der Umgebung von Moskau vorkommenden Pflanzen wie die vom Kaukasus erhaltenen infiziert [1]) und erwähnt, daß die Membranen der pilzführenden Zellen rot gefärbt seien. Auch in denjenigen Exemplaren von *Fegatella conica*, welche sich getrocknet in Gottsches und Rabenhorsts Herbarien vorfanden und von verschiedenen europäischen Standorten stammten, konnte Golenkin Pilzhyphen nachweisen. Pflanzen, die Dr. Ernst Mitte April 1902 im botanischen Garten zu Neapel sammelte, zeigten ebenfalls zahlreiche Mykorrhizen, wiederum nur in denjenigen Zellen des Speichergewebes, deren Membranen rot gefärbt waren. Es scheint mir indessen, daß die üppigsten und kräftigsten *Fegatella*rasen nicht verpilzt sind oder viel weniger als die schwächlichen. Dicht oberhalb der Stelle, wo die oben näher beschriebenen Pflanzen wachsen, findet sich ein ausgedehnter, dichter Rasen mit außerordentlich breiten, glänzend grünen Sprossen. Mykorrhizen fehlen im interstitienlosen Gewebe. Im gleichen Rasen tritt aber auch, vermischt mit demselben, die gedrungenere, rot gefärbte, reich verpilzte Form auf. Auch Němec und Peklo geben an, daß üppigere Pflanzen wenig oder nicht verpilzt seien, während schwächlichere Formen desselben Standorts sehr stark infiziert sein können. [2])

Wir dürfen also wohl annehmen, daß Mykorrhizabildung den Thallus in seinem vegetativen Wachstum etwas hemmt:

---

[1]) Golenkin, D. Mykorrhyza ähnlichen Bildungen der *Marchantiaceen*. (Flora. 90. 1902. p. 209—20.)

[2]) Němec, Üb. d. Myhorrhiza bei *Calypogeia trichomannis*. (Bot. Zentr. Beih. XVI. 1904. p. 253—61.) Peklo, Üb. d. Mykorrh. bei den *Muscineen*. (Bull. internat. de l'Ac. d. Sciences de Bohême. 1903.) (Zitiert nach Bot. Zentr. H. 14. 1904). — Golenkin behauptet das Gegenteil (l. c. p. 217).

die Nährstoffe, die von den Pilzen aufgezehrt werden, können eben der Pflanze für ihr eigenes Wachstum direkt nicht mehr zugute kommen. Dagegen tritt in der Fruktifikation keine Veränderung ein: es scheint sogar, daß die verpilzten Formen besonders reichlich Geschlechtssprosse erzeugen, und man möchte geneigt sein, einen Zusammenhang zu suchen zwischen der frühen Reife der Sexualorgane und der Mykorrhiza. Es ist jedoch wahrscheinlicher, die Verlegung der Reifezeit in eine frühere Periode, wie schon oben erwähnt wurde, dem Vorhandensein der Rotfärbung zuzuschreiben. Auch bei den meisten andern dunkelfarbigen Moosrasen spielt sich die Vegetation hauptsächlich in der kühlern Jahreszeit ab:[1] viele der in den Alpen vorkommenden Laub- und Lebermoose, unter ihnen auch *Fegatella*, sind sehr oft rot gefärbt, ohne Mykorrhizen zu enthalten. Die Bedingungen sind hier eben derart, daß die Wachstumserscheinungen möglichst beschleunigt werden müssen.

Ich vermute, daß die Rotfärbung, welche für *Fegatella* von so großer Bedeutung ist, auch dem Pilze einfach günstigere Wachstumsbedingungen schafft. Für die nötige Feuchtigkeit ist bei den Einrichtungen, welche die Pflanze für die Wasseraufnahme und -Speicherung besitzt, vortrefflich gesorgt. Daß dieselben auch dem Pilze zugute kommen, folgt daraus, daß sich das Vorkommen der Mykorrhiza auf die Mittelrippe beschränkt, wo die Schleimzellen allein auftreten und zugleich die Leitung des Wassers stattfindet. Es muß aber noch ein weiterer Umstand inbetracht gezogen werden. Die pilzführenden Pflanzen treten besonders da auf, wo ein humusreicher Boden als Unterlage dient. Ein solcher ist sowieso von zahlreichen Pilzhyphen durchzogen; eine Infektion des Thallus von den Rhizoiden aus ist daher sehr leicht möglich. Sie werden aber fehlen, wenn der Boden humusfrei ist: in der Tat findet man bei denjenigen Pflanzen von *Fegatella*, welche auf bloßen Felsen, z. B. Kalktuffsteinen wachsen, keine Mykorrhizen.[2]

Nach Erwägung der bekannten Tatsachen sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß im allgemeinen der Pflanze durch die Mykorrhiza kein direkter Schaden, aber auch kein Nutzen erwächst, während umgekehrt der Pilz aus seinem Vorkommen im Speichergewebe des Thallus gewisse Vorteile ziehen dürfte. Wir

[1]) Stahl, l. c., p. 167—68. Rotfärbung kommt auch den Narben aller solcher Pflanzen zu, welche durch frühzeitiges Blühen ausgezeichnet sind, z. B. *Corylus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Poterium* usw.

[2]) Auch unter den höhern Pflanzen treten die mykorrhizenführenden nur auf humusreichem Boden auf. Die Ursache hierfür ist nach Stahl (d. Sinn. d. Mykorrhizabildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900. p. 618 f.), daß dem Humusboden gewisse Eigenschaften zukommen, welche den grünen Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln den Kampf ums Dasein erschweren. Es wäre denkbar, daß etwas ähnliches bei *Fegatella* bestände. Um den Kampf erfolgreicher aufnehmen zu können, hätte sich die Pflanze wenigstens an humusreichen Orten einen gewissen Pilz tributär gemacht, der sie der Herstellung bestimmter Betriebsstoffe mehr oder weniger enthebt.

hätten es demnach bei *Fegatella* mit einem Fall von harmlosem Parasitismus zu tun.

Eine weitere Standortsvarietät wurde am Gotthard in einer Höhe von 1200 m gesammelt. Der kräftige Thallus war in seinem vordersten Teile auf der Unterseite grün, im übrigen intensiv rot gefärbt. Auch die nächst der Luftkammerschicht gelegenen Zellen des interstitienlosen Gewebes besaßen rote Membranen und enthielten viel Stärke. Die assimilierenden Zellen in den Kammern waren besonders groß. Die Zäpfchen der Rhizoiden zeigten fast ausnahmslos eine etwas abnorme Entwicklung: statt der gewöhnlichen, zäpfchenförmigen Verdickungen fanden sich solche von unregelmäßiger Form, sie waren gewunden, oft verzweigt und durchsetzten das Lumen des Rhizoids fast vollständig (vgl. Fig. 2 B). Zahlreiche Rhizoiden vom Durchmesser der glatten wiesen ebenfalls Zäpfchen auf, so daß die Zäpfchenrhizoiden die andern an Zahl weit überwogen. In den letztern waren hier und da Querwände vorhanden sowie Verdickungen, wie sie von Lämmermayr beschrieben worden sind.[1] Männliche und weibliche Pflanzen wuchsen durcheinander. Die Antheridienscheiben zeigten ebenfalls Rotfärbung. Eine Infektion des Thallus mit Pilzen war nicht wahrzunehmen; nur ganz vereinzelte glatte Rhizoiden waren von einem breiten Mycelfaden durchzogen. Die Bedeutung der Rotfärbung an einer Stelle, wo der Winter viel länger anhält als der Sommer, ist schon oben angegeben worden. Die anormale Ausbildung der Rhizoiden, stark gewundener Verlauf und große Zäpfchen hängen wahrscheinlich mit dem Substrat zusammen. Dasselbe wurde durch verwitterten, kieselsäurehaltigen Glimmerschiefer gebildet und war sehr humusarm.

In der Schlucht von Pfäffers wächst auf dem Flyschschieferschutt ein ausgedehnter Rasen von *Fegatella*, der von den bis jetzt beschriebenen Pflanzen dadurch abweicht, daß der Rand, des Thallus mehr oder weniger stark gewellt ist. Wo im interstitienlosen Gewebe rote Membranen waren, konnte eine überaus starke Verpilzung wahrgenommen werden, welche sehr leicht bis in die glatten Rhizoiden zu verfolgen war. Die weiblichen Sexualsprosse waren zu der genannten Zeit außerordentlich weit entwickelt; bereits waren die Sporentetraden angelegt und in einzelnen Sporogonien in Sporen auseinandergefallen. Zugleich waren die Elateren fertig ausgebildet. Die weitgeschrittene Entwicklung der weiblichen Hüte läßt darauf schließen, daß auch die Befruchtung früher als gewöhnlich stattgefunden haben muß. Wieder ist es die Rotfärbung, welche die Reife beschleunigte.

Ganz ähnlich verhalten sich Pflanzen, welche anfangs August 1902 und 1903 an den Abhängen von Hohensalzburg in Österreich gesammelt wurden. Die weiblichen Rezeptakeln zeigten sich im Stadium der Tetradenbildung. Die stark geröteten

[1] S. oben p. 335.

Thallome waren außerordentlich reich mit Mykorrhizen behaftet.[1])

Im botanischen Garten zu Zürich befindet sich in einem Gewächshaus am Boden, etwas beschattet durch ein Blumengestell, ein *Fegatella*rasen, der mehr als acht Jahre noch nicht fruktifizierte. Der Thallus ist außerordentlich dünn und besitzt ein etwas wässriges Grün, das sich bei Kulturen immer einstellt, wenn sie in feuchter Atmosphäre wachsen. Von Rotfärbung ist keine Spur vorhanden: Pilzhyphen fehlen dem Thallus vollständig. Die Mittelrippe ist dünn und schwach ausgebildet: die alternierenden Schuppen greifen median übereinander und scheinen deshalb beinahe hintereinander inseriert zu sein. Die Schuppenanhängsel sind sehr klein und nicht rot gefärbt, was sonst auch bei solchen Pflanzen der Fall ist, deren Thallus keine Rotfärbung aufweist. Die Scheitelbucht ist so gering, daß sie oft kaum wahrgenommen werden kann. Das Assimilationsgewebe zeigt eine bedeutende Entwicklung. Die Öffnungen der Luftkammern sind auffallend groß.

An andern Standorten gesammelte Pflanzen zeigten gegenüber den beschriebenen keine augenfälligen Besonderheiten. Auch sie bestätigen, daß Mykorrhizabildung nur bei Rotfärbung und Vorhandensein von Humussubstanzen im Boden vorkommt.

## VII. Ungeschlechtliche Vermehrung.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet bei *Fegatella conica* auch eine ausgiebige ungeschlechtliche statt. Dieselbe äußert sich auf zwei Arten: Bildung von Adventivsprossen und Erzeugung von Brutknöllchen.

Um die Rolle zu untersuchen, welche die Adventivsproßbildung für *Fegatella* besitzt, wurde eine große Zahl von Versuchen angestellt, bei deren Ausführung ich mich zunächst an die vortreffliche Arbeit Vöchtings anlehnte.[2]) Vöchting hat seine Experimente hauptsächlich an *Lunularia vulgaris* vorgenommen; er fügt bei, daß auch mit *Lunularia* verwandte Lebermoose die gleichen Erscheinungen gezeigt, daß dieselben sich aber viel langsamer abgespielt hätten. Um die Entwicklungsgeschichte von *Fegatella* vollständig kennen zu lernen, war es trotzdem notwendig, die Versuche Vöchtings auch an dieser Pflanze zu wiederholen und zu ergänzen, und da die Resultate nicht durchweg dieselben waren, so mögen sie in aller Kürze hier angeführt werden.

Wird ein Stück des seitlichen Teiles eines Thallus dermaßen entfernt, daß Mittelrippe und Scheitel nicht verletzt werden, so

[2]) Nach Nees ab Esenbeck, Nat. d. eur. Leb., p. 185, kommt die Varietät *decipiens* an Mauern von Salzburg vor.

[2]) Vöchting, Üb. d. Regeneration d. *Marchantieen*. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. p. 367—414.)

wächst das Sproßende unverändert weiter. Das abgeschnittene Stück wird nicht ergänzt; wohl aber wird vom Vegetationspunkt aus ein neuer Lappen ausgebildet, wobei die entstandene Verschmälerung bestehen bleibt. Ist bei der Verletzung auch ein Stück der Mittelrippe entfernt worden, so wächst der Scheitel nicht unmittelbar weiter, sondern erzeugt einen neuen Sproß; das gleiche geschieht, wenn die Mittelrippe an mehreren Stellen einfach durchschnitten wird. Entfernt man den Scheitel, so verhält sich das abgeschnittene Stück in derselben Weise (Fig. 15 b). An dem zurückgebliebenen Thallus bildet sich auf der Unterseite an der Mittelrippe, dicht hinter der Schnittfläche, ein neuer Vegetationspunkt aus, der zu einem Adventivsproß wird (vgl. c, e, h'). Dieser ist, so lange er unter dem Thallus gegen das apikale Ende hin verläuft, zylindrisch und ohne Atemöffnungen; am Licht wächst er zur Fläche aus, deren Oberseite wie gewöhnlich Luft-

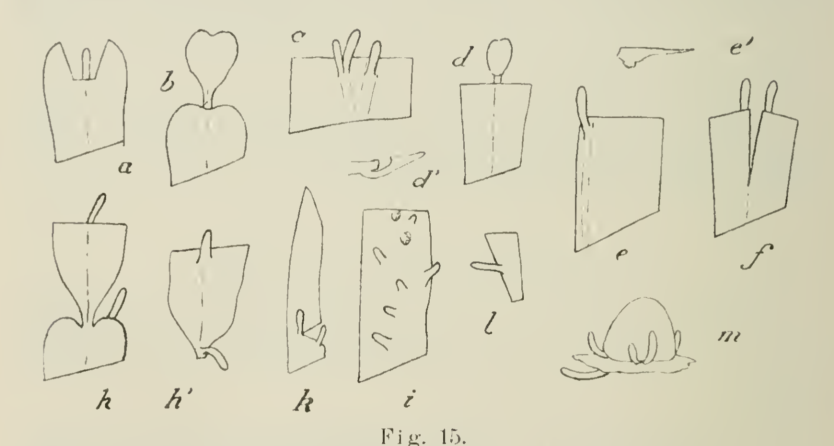



Fig. 15.
a—l. Abgeschnittene Thallusstücke mit Adventivsprossen.
m. ♀ Hut mit Adventivsprossen. Wenig vergrößert.

kammern aufweist. Diese Fläche ist dann mit dem Muttersproß durch eine schmale, rundliche Brücke verbunden (d, d'). Dasselbe geht vor sich, wenn mit dem Scheitel auch eine der Seitenflächen oder beide entfernt werden, ohne daß die Mittelrippe verletzt wird (d, e). Wird diese median durchschnitten, so bilden sich zwei Adventivsprosse aus, je einer an der innern Seite des betreffenden Teils derselben, meist dicht hinter der apikalen Schnittfläche oder dann in geringer Entfernung derselben (f).[1] Wird der Thallus so zerschnitten, daß nur ein Stück der seitlichen Fläche übrig bleibt, also auch die Mittelrippe entfernt ist, so tritt eine wichtige Änderung in der Adventivsproßbildung ein. Es werden jetzt auf der Unterseite eine ganze Anzahl von Sprossen erzeugt ohne eine bestimmte Orientierung der Ursprungsstelle, wie das bis anhin der Fall gewesen ist; es ist keine Bevorzugung,

[1]) Oft bilden sich auch längs der Wundfläche kleine Sprosseaus.

weder der Spitze noch der Basis des Stückes, zu erkennen (i). Bei diesem Versuch dauert es indessen länger, bis die Sprosse auftreten, als bei den vorher beschriebenen Experimenten. Die Größe des abgeschnittenen Stückes hat auf die Sproßbildung nur den Einfluß, daß mit dem Kleinerwerden auch die Zahl der Sprosse geringer wird (i, l); ein einzelner Sproß wird gebildet, wenn es auch außerordentlich klein, $^1/_2$—1 mm², ist. Wird der Schnitt nahe an der Basis eines Sprosses geführt, also in der Nähe der Stelle, wo er mit seinem Muttersproß zusammenhängt, so entwickelt sich ein Adventivsproß wie in oben genannten Fällen am apikalen Ende der Mittelrippe: sehr oft tritt aber noch ein zweiter Sproß auf, da, wo die Mittelrippe des neuen aus derjenigen des alten Thallus hervorgegangen ist (h, h'). Auch vorjährige Thallusstücke zeigen einen weniger ausgeprägten Gegensatz zwischen Spitze und Basis bei der Bildung von Adventivsprossen.

Die Zeit, welche für die Erzeugung von solchen ventralen Sprossen notwendig ist, nimmt mit dem Alter des Thallus zu. Zwei Monate alte Pflänzchen bildeten schon nach sechs Tagen neue Sprosse; auch die abgeschnittenen Stücke wuchsen sofort weiter. Bei älteren Thallusstücken dauerte es 2—3 Wochen, bis Adventivsprosse sichtbar wurden.

Im Dunkeln zeigt sich in der Adventivsprossbildung gegenüber dem Lichte kein prinzipieller Unterschied. Sie geht etwas langsamer und in schwächeren Maße vor sich; die neuen Sprosse werden schmal und röhrenförmig und wachsen vertikal nach oben.

Werden die Thallusstücke verkehrt auf das Substrat gelegt, so entwickeln sich Adventivsprosse wie bei den in normaler Lage befindlichen; sie richten sich aber sofort empor, da sie nicht erst das Licht zu suchen haben, und bilden sich zur Fläche aus, welche sich senkrecht zum einfallenden Lichtstrahl stellt. Diese Lage wird eventuell durch eine Torsion erreicht, nämlich dann, wenn die zur morphologischen Oberseite prädestinierte Seite des Sprosses, die dem apikalen Ende des Stückes zugekehrt ist, vom Lichte abgewendet war.

Abgeschnittene Rhizoiden werden vom Thallus in reichlichem Maße regeneriert. Dies ist nicht der Fall, sobald die ihrer Wurzelhaare beraubten Thallusstücke verkehrt auf ihre Unterlage gebracht werden. Dafür ist jetzt die Zahl der Adventivsprosse eine größere als bei normal liegenden Thallomen: sie treten sowohl an beiden Enden der Mittelrippe wie auf den Seitenteilen des Thallus auf.

Mit der Tatsache, daß selbst kleinste Stücke der Pflanze noch Adventivsprosse zu bilden vermögen, stimmt es überein, daß auch zum Teil schon in Verwesung begriffene Thallome, wenn sie nur noch wenig lebensfähiges Gewebe enthalten, reichlich Sprosse treiben. Hierin liegt wohl die Hauptbedeutung der Regeneration des *Fegatella*-Thallus; denn gerade solche zum

Teil schon desorganisierte Stücke zeigen in der Natur reiche Sproßbildung, während bloße Verletzungen des Thallus infolge der vortrefflichen Schutzeinrichtungen selten sind. Die Erscheinungen an isolierten Stücken, wie sie oben geschildert worden sind, treffen am natürlichen Standort nicht immer zu: an Schnittflächen, die sich an im Rasen verbleibenden Gabelzweigen finden, unterbleiben Neubildungen nicht selten, indem einfach die Schwestersprosse vermehrte Nahrungszufuhr bekommen.

Neben der Adventivsproßbildung, die durch Zerstückelung des Thallus hervorgerufen wird, wurden auch die Sexualsprosse in ihrem diesbezüglichen Verhalten untersucht. Bei weiblichen Hüten trat Sproßbildung auf, gleichwohl ob sie im Herbst oder erst im Frühjahr von ihren Stielen losgelöst wurden. Die neuen Sprosse, die in der Zahl 1—5 nach 3—4 Wochen erschienen, entsprangen alle von der Unterseite des Hutes, welche mit dem Stiel eine Rinne bildet, also der Mittelrippe des Thallus entspricht (Fig. 15 m). Selbst kleinere Hutstücke erzeugten Adventivsprosse. War an den Hüten ein kurzes Stück Thallus belassen worden, so kam es mehrfach vor, daß nicht nur aus der Hutrinne heraus einige Sprosse traten, sondern auch gleichzeitig ein etwas größerer Sproß aus dem Gewebe auf der Unterseite desselben entstand (Fig. 15 m).

Auch die männlichen Infloreszenzen erzeugten, wenn sie abgelöst wurden, Adventivsprosse auf der Unterseite.

Bei den Experimenten Vöchtings über die Sproßbildung an den Stielen der weiblichen Infloreszenzen von *Marchantia polymorpha* zeigte es sich, daß Neubildungen fast ausnahmslos an allen Stielen und Stielstücken, meist am basalen Teile, auftraten[1]. Die Versuche, die ich in ähnlicher Weise mit *Fegatella* angestellt habe, verliefen sämtlich erfolglos, gleichviel, ob mit jüngern oder ältern Stielen, mit oder ohne Hut oder anhaftendem Thallusstück. Übrigens ist dieses Resultat kein überraschendes. Der Stiel bei *Marchantia* streckt sich schon vor, während oder unmittelbar nach der Befruchtung; durch den Stiel findet lange Zeit hindurch die Nahrungszufuhr für die ganze Sporophytengeneration statt. Er trägt deshalb hier vollständig den Charakter des Thallus; demgemäß wird er auch in gleicher Weise Adventivsprosse erzeugen können. Bei *Fegatella* ist der Stiel mehr eine ephemere Erscheinung; seine Bedeutung liegt einzig darin, den Hut in die für die Aussaat der Sporen günstigste Lage zu bringen, nicht aber, demselben irgend welche Nahrungszufuhr zu vermitteln. So geht ihm gleichsam die Fähigkeit ab, Baustoffe leiten zu können; dies ist aber bei der Bildung von Adventivknospen notwendig. Auch sind die Stiele, wenn die Streckung vollzogen ist, aller plastischen Stoffe bar.

Die Adventivsprosse nehmen ihren Ursprung stets auf der Unterseite des mütterlichen Thallus. Sie gehen aus den Zellen

[1]) Vöchting, l. c., pag. 386.

der untersten Lagen hervor, die länger als die übrigen teilungsfähig bleiben. Nach Schostakowitsch[1]) teilen sich zunächst einige Zellen der unteren Epidermis, die in der Nähe der apikalen Schnittfläche liegen, durch radiale, aufeinander senkrecht stehende Wände in vier, dann durch eine zur Thallusfläche parallele Wand in acht Zellen. Durch weitere Teilungen entsteht ein kleiner, anfangs radiär gebauter Gewebekörper, an dem Dorsiventralität noch nicht unterschieden werden kann. Diese tritt gleichzeitig auf mit der Bildung einer Scheitelregion am Gipfel desselben auf der der apikalen Schnittfläche abgekehrten Seite. Mit den von der entstandenen Scheitelzelle abgegliederten Segmenten erscheinen auf der Ventralseite, welche der Bauchseite des Thallus entspricht, die Schuppen, die anfangs nur aus einzelnen Zellen bestehen. Der Sproß wächst dem apikalen Ende des mütterlichen Thallus, also der Lichtquelle entgegen; am Rande desselben krümmt er sich aufwärts. Dann aber breitet er sich rasch in die Fläche aus; es wird eine Scheitelbucht ausgebildet, und wir haben den gewöhnlichen Sproß vor uns.

Die jungen Sprosse lösen sich leicht vom Mutterthallus los und wachsen weiter; sie bilden eigene Rhizoiden aus und bedürfen daher des Zuflusses von Nahrung seitens der Mutterpflanze nicht mehr. Solche abgelöste Sprosse können, wenn sie noch nicht im Boden festgeheftet sind, durch das Wasser leicht weggeschwemmt werden; sie tragen so in ähnlicher Weise wie die Sporen zur Verbreitung der Pflanze bei.

Bedingungen für die Adventivsproßbildung sind Wärme, Feuchtigkeit und genügende Nährstoffe. Das Licht kommt, wie die Versuche im Dunkeln lehren, nicht in Betracht. Alle zugeführten Nährstoffe werden normal nach dem apikalen Ende des Thallus geleitet, wo der Zellenaufbau des Vegetationspunktes vor sich geht. Ist dieser entfernt worden, so werden sie zunächst nicht verbraucht; sie sammeln sich an, was sich durch eine große Zahl von Stärkekörnern kundgibt, und geben dadurch den Anstoß zur Neubildung. Nach Schostakowitsch sollen sich in $CO_2$-freier Luft kleinere Sprosse entwickeln[2]).

In zweiter Linie wird die Bildung neuer Sprosse durch den Wundreiz bedingt, der einen Strom von Nährstoffen nach der verletzten Stelle bedingt (Fig. 15 k). Eine Regeneration der verlorenen Teile findet zwar nicht statt; auch sind die der Wundfläche nächst gelegenen Zellen so geschädigt worden, daß sie absterben. Die Umbildung muß daher weiter zurück stattfinden; ist die Mittelrippe vorhanden, so tritt sie an dieser ein; fehlt sie, so kann sie an irgend einer Stelle des Thallus vor sich gehen. An älteren Thallusstücken treten Sprosse auch am basalen Ende auf, indem die Polarität mit zunehmendem Alter

[1]) Schostakowitsch, Über d. Reproduktions- u. Regenerationserscheinungen b. d. Leberm. (Flora. 79. 1894. Erg. Bd. p. 350-384.)

[2]) Schostakowitsch, l. c., pag. 379.

verwischt wird. Dies läßt sich nach Göbel so erklären, daß man dem Vegetationspunkt eine nur beschränkte Wirkung als Anziehungszentrum für die Stoffbewegung zuschreibt[1]; in bestimmter Entfernung vom Scheitel hört die Anziehung auf, so daß Neubildungen an einer beliebigen Stelle entstehen können. Die Gewinnung der neuen Nährstoffe geschieht teils aus dem Boden vermittelst der glatten Rhizoiden, teils aus den hintern, absterbenden Thallusteilen.

Adventivsprosse werden in allen Jahreszeiten ausgebildet mit Ausnahme des Winters, da alsdann die Stoffbewegung überhaupt zum Stillstand gekommen ist. Bringt man indessen im Zustand der Winterruhe gesammelte, vollständig durchfrorene Pflanzen ins warme Zimmer, so können auch sie bald zur Erzeugung solcher Sprosse angeregt werden.

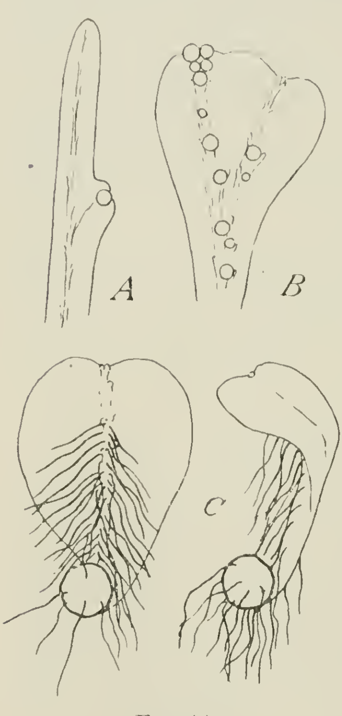



Fig. 16.
A. B Brutknöllchen am Thallus etwas vergrößert. C keimende Brutknöllchen 15/1.

Daß *Fegatella conica* sich auch durch Brutknöllchen zu vermehren vermag, ist von allen denen, welche die Pflanze früher genauer beschrieben haben, übersehen worden[2]. Karsten hat sie 1887 zufällig entdeckt[3].

Die Bildung der Brutknöllchen kann leicht künstlich hervorgerufen werden, wenn man *Fegatella*-Rasen in feuchter Atmosphäre ins Dunkel bringt. Das beste Resultat erzielte ich, als ich im Frühjahr einige Rasenstücke einfach in der geschlossenen Botanisiertrommel mehrere Wochen beließ und nur ab und zu für genügende Feuchtigkeit sorgte. Nach 3—4 Wochen war eine große Zahl von Brutknöllchen vorhanden. Im Sommer und Herbst gelingt der Versuch viel weniger; auch scheinen sich nicht alle Pflanzen gleichmäßig zu verhalten. Sehr oft wachsen dieselben einfach zu langen, etiolierten Sprossen aus oder bilden Adventivknospen, wie sie bereits beschrieben worden sind.

---

[1]) Göbel, Organogr., p. 111; Üb. d. Regeneration im Pflanzenreiche. (Biol. Centr. XXII. 1902. pag. 500/01.)

[2]) Schmidel, Icones plantarum etc., 1747, p. 117/122. Nees ab Esenbeck, Nat. d. eur. Leb. 1838. IV. Bd. p. 179/196. Leitgeb, Unt. üb. d. Leb. VI. Heft. 1881. pag. 94.

[3]) Karsten, Beitr. z. Kennt. v. Feg. con. (Bot. Zeit. 1887. Sp. 649/55.)

Die Brutknöllchen stellen grüne oder bräunliche Kügelchen dar, die etwas kleiner als ein Stecknadelkopf sind, an der Mittelrippe sitzen und von einem Filz aus Rhizoiden bedeckt werden (Fig. 16 A, B. Taf. XII, 10). Die parenchymatischen Zellen, aus denen sie bestehen, sind reichlich mit Stärke- und Chlorophyllkörnern erfüllt. Die Entstehung stimmt mit derjenigen der Adventivsprosse im ganzen überein. Ein kleiner Komplex von Zellen auf der Unterseite der Mittelrippe geht eine lebhafte Zellteilung ein. Es entsteht allmählich ein Gewebehöcker, der zuletzt zu einer kleinen Kugel wird, die mit dem Mutterthallus nur noch durch eine schmale Zellbrücke verbunden ist. An der entgegengesetzten Seite ist die Kugel ein wenig eingesenkt; im Grunde der Einsenkung liegt der Vegetationspunkt. Inzwischen sind aus zahlreichen Oberflächenzellen des Gebildes glatte Rhizoiden entstanden, die das Knöllchen einhüllen. Am Scheitel, den ihre Enden bedecken, sind sie spiralig eingerollt. Bei der Verwesung des Thallus werden die Brutknöllchen frei und entwickeln sich unter günstigen Umständen sofort zu einem Pflänzchen. Sie können sich aber auch zu einem Sproß ausbilden, ohne daß sie sich vom Mutterthallus loslösen.

Das Wachstum der Brutknöllchen geht vom Vegetationspunkt aus. Durch rasche Bildung und Teilung der Segmente entsteht ein zylindrischer Körper, welcher dem Lichte entgegenwächst. Das ganze Gebilde hat jetzt größte Ähnlichkeit mit einer keimenden Spore; nur stellt das Knöllchen einen größern Zellkomplex dar als die Spore (vgl. Fig. 16 C mit Fig. 14 A). Genügende Lichtintensität bewirkt, daß der Scheitel sich flächenartig ausbreitet und senkrecht zum auffallenden Licht stellt. Nun werden auch Rhizoiden und Atemöffnungen ausgebildet.

Die durch die Abwesenheit des Lichtes bedingte langsame Desorganisation des Thallus in Verbindung mit genügender Feuchtigkeit scheint die Bildung von Brutknöllchen anzuregen. In der Natur mögen diese Bedingungen dadurch erfüllt werden, daß mehrere Thallusschichten oft übereinander liegen, wobei die untern in Verwesung übergehen (s. pag. 385). Die Mittelrippe bleibt am längsten erhalten; hier werden deshalb die Brutknöllchen gebildet. Da aber statt der letztern häufig Adventivknospen entstehen, dürfen wir annehmen, daß zwischen den beiden genannten Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung kein bedeutender Unterschied besteht. Beide gehen ineinander über, da ja die Adventivsprosse sich nicht selten loslösen, die Knöllchen aber schon keimen, bevor sie vom Mutterthallus abgetrennt sind. Die Brutknöllchen sind auch ihrer Entstehung nach nur als Adventivsprosse zu bezeichnen.

Wahrscheinlich waren die Differenzen auf einer frühern Stufe der phylogenetischen Entwicklung größere. Schon oben wurde gezeigt, daß *Fegatella* xerophytische Anpassungen besitzt (pag. 340); ich vermute daher, daß die Pflanze früher an trockneren Orten vorkam, als dies jetzt der Fall ist. Damals mußte

die Ausbildung eines Dauerstadiums von Nutzen sein. Als ein solches sind die Brutknöllchen zu betrachten. Da bis zu einer gewissen Grenze am Thallus um so mehr Rhizoiden vorhanden sind, je weniger feucht die Atmosphäre ist, so ist anzunehmen, daß auch der Rhizoidenfilz, der die Brutknöllchen einhüllt, ein dichterer war; so waren dieselben vortrefflich vor Austrocknung geschützt. Heute findet sich die Pflanze nur noch an feuchten Orten. Sie vermag zwar immer noch Knöllchen zu bilden; die Fähigkeit derselben aber, Trockenperioden überstehen zu können, ist verloren gegangen. Brutknöllchen, die Karsten sieben Tage lufttrocken aufbewahrte, trieben nicht mehr aus. Ich selbst habe zahlreiche Keimungsversuche mit Knöllchen ausgeführt, zum Teil unmittelbar, nachdem sie vom Thallus abgelöst worden waren. Es keimten nur wenige zu Pflänzchen heran.

Karsten betrachtet die Brutknöllchen als ausgiebiges Verbreitungsmittel. Ich kann mich seiner Ansicht nicht anschließen. In der Natur konnte ich sie trotz eifrigen Suchens nur ganz selten finden. Wenn sie eine bedeutende Rolle spielen würden, so wäre wohl ihre Existenz so feinen Beobachtern, wie Schmidel, Nees ab Esenbeck und Leitgeb es waren, nicht entgangen. Die Erzeugung von einfachen Adventivknospen, die sich im Licht und im Dunkeln bilden, an grünen und absterbenden Thallomen entstehen und sich eventuell loslösen können, ist als wirksameres und sichereres Mittel zur Vermehrung und Verbreitung von *Fegatella* anzusehen.

Schon Schmidel erwähnt, daß *Fegatella* nicht überall fruktifiziere[1], und in der Tat scheinen Geschlechtsorgane gar nicht häufig aufzutreten. Dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. Fast an allen Standorten in der Nordostschweiz, an denen ich *Fegatella* fand, konnte ich bei genauerer Prüfung männliche oder weibliche Rezeptakeln wahrnehmen. Die Archegonstände sind allerdings zur Zeit, da die Archegonien reif sind, im Thallus verborgen. Wenn die Befruchtung ausbleibt, was infolge der Doecie leicht möglich ist, entwickeln sich dieselben nicht mehr oder nur noch wenig weiter, so daß die Vermutung erweckt wird, es seien keine Sexualorgane angelegt worden. Da die Antheridienscheiben sitzend sind, so sind sie viel weniger auffällig als die gestielten Infloreszenzen von *Marchantia polymorpha*, und vom Juni an degenerieren sie bereits. Auch die gestielten Hüte mit den reifen Sporogonien bleiben sehr oft wegen der frühen Aussaat der Sporen unbeachtet; im April schon ist wegen der raschen Verwesung der wasserreichen Stiele von ihnen oft nichts mehr wahrzunehmen. Da *Fegatella* sich auch ungeschlechtlich in ausgiebigem Maße zu vermehren vermag, so kommt es allerdings vor, daß keine Geschlechtsorgane angelegt werden. Dies ist aber im allgemeinen eine Ausnahme. Hierher gehört das Vorkommnis im botanischen Garten zu Zürich (s. pag. 391);

[1]) Schmidel, Icones pl., p. 120.

indessen läßt sich hier das Ausbleiben von Sexualsprossen auf äußere Faktoren zurückführen.

Diese sind derart, daß sie für das vegetative Wachstum des Thallus wohl als optimale bezeichnet werden können. Die Luft ist stets gleichmäßig feucht; des geschlossenen Raumes wegen gerät sie wenig oder nicht in Bewegung, so daß eine zu große Transpiration verhindert, durch ein gut entwickeltes Assimilationsgewebe und einen wohl ausgebildeten Verdunstungsapparat aber auf das richtige Maß gebracht wird. Da die Pflanzen sich in einem Gewächshaus befinden, in dem die Temperatur auch im Winter nie unter 6—8 ° sinkt, so ist diese keinen großen Schwankungen unterworfen; ebenso bleibt sich die Belichtung, die von mittlerer Intensität ist, ungefähr gleich. Der Rasen wird regelmäßig mit Wasser begossen, so daß auch in der Bodenfeuchtigkeit und in der Aufnahme der Nährstoffe keine erheblichen Unterschiede sich geltend machen können. Von tierischen Feinden sind die Pflanzen natürlich verschont; den Boden durchwühlen Würmer, wodurch derselbe indessen eher für eine ausgiebige Ausnutzung vorbereitet wird.

Die üppige Ausbildung des Rasens und sein rasches Wachstum sowie die auffallend regelmäßige Verzweigung und Ausbreitung über den Boden hin beweisen zur Genüge, daß sich die Pflanzen unter den für ihr vegetatives Fortkommen günstigsten Bedingungen befinden. Absterbende Thallusstücke treiben rasch wachsende Adventivsprosse; auch losgelöste kleinere Thallusteile erzeugen solche in kurzer Zeit[1]). Durch sie findet auch die Verbreitung statt; sie wird, wie sehr deutlich ersichtlich ist, vermittelst des Wassers bewirkt, mit dem die Pflanzen begossen werden. Da alle die herrschenden Verhältnisse jahraus jahrein so ziemlich unverändert bleiben, ist es leicht erklärlich, daß keine Geschlechtsorgane gebildet werden; es besteht für die Pflanzen keine direkte Notwendigkeit hierfür. Irgend eine Änderung der bestehenden äußeren Faktoren aber ist für das Auftreten von geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen die allgemeinste Bedingung[2]).

Welcher Art sind nun diese Abänderungen, welche eine Erzeugung von Sexualorganen zu bewirken vermögen? Selbstverständlich wird die Frage nur auf experimentellem Wege bestimmt beantwortet werden können[3]). Immerhin vermögen wir uns vielleicht der Lösung derselben auch durch einige Überlegung wenigstens zu nähern.

[1]) Die absterbenden Pflanzen sind blaß, weißlich, während in der freien Natur zugrunde gehende ihre Desorganisation in einem Bräunlichwerden äußern. — Versuche, durch welche im Sommer Brutknöllchen erzeugt werden sollten, blieben erfolglos.

[2]) Jost, Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1904. p. 434 f.

[3]) Das Versetzen von Pflanzen aus dem bot. Garten in den Sihlwald, wo alljährlich reichliche Fruktifikation stattfindet, wird darüber entscheiden, ob äußere oder innere Ursachen das Ausbleiben der Bildung von Geschlechtsorganen bewirken. Umgekehrt sind Pflanzen aus normalen Bedingungen in diejenigen des Gewächshauses versetzt worden.

Bei schwachem Licht und bedeutender Feuchtigkeit bildet sich der Thallus von *Fegatella* schmal und rinnig aus und strebt dem Licht direkt entgegen. Bei Lichtabschluß ist die Entwicklung ähnlich; die Sprosse, die beinahe eine Röhre bilden, also radiär gebaut sind, richten sich aber vertikal nach oben. In gleicher Weise verhält sich der Stiel der weiblichen Rezeptakeln; auch er ist im Licht positiv heliotropisch, im Dunkeln negativ geotropisch und stellt eine Rinne dar. Während aber beim Sproß die Schuppen und Rhizoiden auf der Außenseite der Röhre sind und die Oberseite die innere Wandung derselben bildet, haben wir beim Infloreszenzstiel die Rhizoiden innen, während die morphologische Oberseite nach außen gekehrt ist. Es untersteht längst keinem Zweifel mehr, daß derselbe ein modifizierter Sproß ist: dies zeigt sich bei seiner Bildung unzweideutig. Bei andern *Marchantiaceen*, z. B. bei *Marchantia polymorpha* und *geminata*, besitzt er noch die typischen Merkmale des Thallus; er weist auf der den zwei Rinnen entgegengesetzten Außenseite mehrere Luftkammern mit Assimilationsgewebe und Atemöffnungen auf[1]). Sproß und Stiel verhalten sich also in bezug auf die Einrollung fundamental verschieden; dies läßt es als wahrscheinlich erscheinen, daß auch bei ihrer Bildung entgegengesetzte Faktoren mitgewirkt haben. Da sich beide im Dunkeln und schwachen Licht gleich verhalten, so kann das Licht zunächst keine große Rolle gespielt haben; wir haben nur die Feuchtigkeit in Betracht zu ziehen. Weil aber die Erzeugung röhriger Sprosse von großem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre abhängt, läßt sich vermuten, daß bei der Bildung der Stiele verhältnismäßig große Trockenheit tätig war. Dies lehrt auch die Beobachtung.

Schon in der Natur sieht man, daß bei einiger Trockenheit die Ränder von *Fegatella*-Sprossen sich etwas nach unten einrollen. Läßt man aber Rasenstücke ganz austrocknen, so wird die Einrollung so stark, daß dieselben den Thallus auf der Unterseite berühren. Die Ursache ist nicht schwer aufzufinden. Durch die Transpiration der oberen Schichten wird den untersten Zellen der seitlichen Teile, wo das interstitienlose Gewebe auf ein Minimum reduziert ist, das Wasser zuerst entzogen; die Abnahme des Turgors bewirkt eine bedeutende Einrollung nach unten. In der Mitte des Thallus wird durch die Verdunstung den untersten Zellen ebenfalls Wasser entnommen; es strömt aber solches nach, da die Zäpfchenrhizoiden innerlich und äußerlich kapillar Flüssigkeit festhalten oder leiten. Indem aber oben die Transpiration so rasch vor sich geht, daß das Wasser aus den unteren Teilen des Thallus nicht zu folgen vermag, findet in den obersten Zellen zuerst eine Turgorabnahme statt; die Folge ist eine Aufwärtskrümmung des vordern Thallusendes. Diese Erscheinung entspricht der ursprünglichen, ersten Aufrichtung des Sprosses zum Stiele. Wurde ein gewisser Grad der Trockenheit

[1]) Vgl. Fig. 12 bei Kamerling, Biol. u. Phys. d. March. (Flora. 1897.)

nicht überschritten, so konnte er sein Wachstum fortsetzen: daß dies in der gleichen Richtung geschah, hat nichts Auffallendes, weil röhrige, also nahezu oder ganz radiäre Organe immer orthotrop sind[1]).

Wenn sich die beiden seitlichen Ränder des Thallus so einrollen, daß sie die breite Mittelrippe, zu deren Seiten die Schuppen mit zahlreichen Zäpfchen-Rhizoiden verlaufen, berühren, so haben wir einen Stiel mit zwei von Rhizoiden erfüllten Rinnen, also ganz so, wie er bei *Marchantia* und *Preissia* vorkommt. Geht die Einrollung so weit, daß die beiden Thallusseiten in der Medianlinie zusammenstoßen, so erhalten wir einen Stiel mit einer einzigen Rinne, wie *Fegatella* und *Fimbriaria* ihn besitzen (Fig. 12 D). Die Luftkammern mit dem Assimilationsgewebe verschwinden allmählig, ebenso werden die Schuppen zuletzt nicht mehr ausgebildet, da die Rhizoiden ihres Schutzes nicht mehr bedürfen. Sie sind ja jetzt allseitig vom Thallus umgeben. Daß nicht auch sie verschwunden sind, hängt mit der Funktion zusammen, die sie übernommen haben; wahrscheinlich tragen sie durch das Wasser, das sie leiten oder kapillar zwischen sich festhalten, zur Straffheit und damit zur Festigkeit des Stieles bei (s. pag. 336). Sie verhindern auch eine rasche Austrocknung des Stiels, der bei *Fegatella* von so hyaliner Beschaffenheit ist. Vergleichen wir die verschiedenen *Marchantiaceen* in bezug auf die Ausbildung des Stiels miteinander, so können wir von dem Moment an, wo derselbe noch ein typischer Sproß ist, alle Übergänge finden bis zu einem solchen, der seine Abstammung kaum mehr erkennen läßt (*Fegatella*).

Diese Erörterungen scheinen nur zu zeigen, unter was für Umständen der Stiel, nicht aber ein Geschlechtssproß, sich zu bilden vermochte. Allein beide Bildungen hängen eng miteinander zusammen. Bei *Marchantia* findet die Erzeugung des Stiels fast gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsorgane statt, indem sowohl die Antheridien- wie auch die Archegonienstände schon vor ihrer Reife gestielt sind. Das weist darauf hin, daß die Faktoren, welche die Bildung eines Stiels anfänglich bedingten, zugleich auch günstig waren für die Anlage von Sexualorganen.

Aber auch auf die erste Anlegung der Geschlechtssprosse selbst, welche der Bildung von Antheridien und Archegonien vorausgeht, vermag die Untersuchung des Einflusses äußerer Faktoren auf die Gestaltung des Thallus einiges Licht zu werfen. Bei großer Feuchtigkeit ist die Verzweigung der langen und schmalen Sprosse eine sehr spärliche. Unter normaleren Bedingungen, wenn die Feuchtigkeit gerade in dem Maße vorhanden ist, als es sich für das bloße Wachstum am günstigsten erweist, werden die Sprosse ziemlich breit und verzweigen sich

[1]) Sachs, Über orthotr. u. plagiotr. Pflanzenteile. (Gesam. Abhdl. XXXVIII. 1878.) Göbel, Org. p. 59.

reichlich und regelmäßig (bot. Garten). Werden die Pflanzen aber trockener kultiviert, so wird das Längenwachstum noch mehr eingeschränkt, und der Thallus verzweigt sich so, daß die Abstände zwischen den einzelnen Gabelungen sehr kurz sind. Auch die Einbuchtungen zwischen zwei Schwestersprossen sind infolgedessen sehr klein, ja oft kaum sichtbar. Denken wir uns nun eine solche Verzweigung in rascher Aufeinanderfolge dreimal hintereinander regelmäßig vor sich gehend, so muß ein rosettenartiger Thallus mit acht Scheitelbuchten, sieben Mittel- und zwei Randlappen entstehen, ganz so, wie wir ihn in einem jungen weiblichen Hut von *Fegatella* vor uns haben[1]).

In den männlichen und weiblichen Rezeptakeln von *Fegatella* treten Atemöffnungen auf, wie sie in ähnlicher Weise am Thallus von *Marchantia* vorkommen. Den Grund hierfür hat man bis anhin immer in mechanischen Momenten gesucht (siehe pag. 347 u. 355): es dürfte aber noch ein weiterer Umstand in Betracht zu ziehen sein. *Marchantia* kommt häufig an sonnigen Stellen vor; die schornsteinartigen Atemöffnungen sind solchen Standorten angepaßt, während der Verdunstungsapparat bei *Fegatella* auf eine feuchte Umgebung hinweist. Nun fehlt der letztere den Infloreszenzen, während die ersteren vorhanden sind; dies zeigt, daß bei ihrer Bildung Bedingungen herrschten, die eine Herabsetzung der Transpiration nötig machten. Diese wird öfters dadurch noch vermindert, daß die Spaltöffnungen durch Wucherungen von den basalen Zellen aus beinahe oder gänzlich verstopft werden (Fig. 6 D)[2]). Zudem ist das Assimilationsgewebe in den Luftkammern der Rezeptakeln nur dürftig ausgebildet: im allgemeinen haben auch die einzelnen Zellen etwas elliptische Form, ähnlich wie sie Stahl für die grünen Zellfäden bei der Sonnenform von *Marchantia* beschreibt[3]).

[1]) Ähnliche Beobachtungen können wir an anderen Lebermoosen machen. Die Wasserform von *Riccia fluitans* besitzt schmale Sprosse, und die Gabelung findet in längeren Abständen statt: die Landform dagegen weist viel weitere Thallome mit sehr kurzen Abständen der Verzweigungsstellen auf. Vgl. Göbel, Org., Abbildg. auf pag. 248 u. 273, „Bonner Lehrbuch“ VI. Aufl. 1904. pag. 335.

[2]) Auch bei höhern Pflanzen, z. B. *Thea japonica* und *Prunus Lauro-Cerasus*, wird die Transpiration durch Verstopfung der Spaltöffnungen erschwert (vgl. Haberlandt, Phys. Pflanzenanat. 1904. pag. 409/10.)

[3]) Stahl, Üb. d. Einfluß d. sonn. u. schatt. Standorts. (Zeitschr. f. Nat. Wiss. XVI. N. F. IX. 1. 2. 1883.)

Vielleicht ist auch die schirmartige, gewölbte Ausbildung mancher junger Antheridienstände, z. B. *Marchantia polymorpha*, sowie die weitgehende Abwärtskrümmung, welche die weiblichen Hüte bis zur Archegonreife durchmachen, auf die gleichen Ursachen zurückzuführen, wie die Einrollung des Thallus zum Stiel. Durch diese Überwölbung waren die Archegonien geschützt, z. B. gegen zu starke Transpiration; zugleich wurde auch ein Weggespültwerden eines Spermatozoiden enthaltenden Tropfens oder die rasche Verdunstung desselben verhindert. Die Umkrümmung kam also den Archegonien in mehrfacher Hinsicht zu gute; es ist begreiflich, wenn diese Art der Ausbildung dauernd in das Konstruktionsprinzip der Pflanze aufgenommen wurde.

Es ist also nach diesen Ausführungen wahrscheinlich, daß die erste Bedingung zur Erzeugung von Sprossen mit Sexualorganen eine Verminderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft ist, wodurch die Transpiration gesteigert wird. Auch bei Pilzen wurde gefunden, daß in der dampfgesättigten Atmosphäre die Bildung von Fortpflanzungsorganen unterdrückt wird, während sie bei weniger Luftfeuchtigkeit reichlich eintritt[1]). Im allgemeinen wird die Transpiration auch um so größer sein, je stärker das Licht ist. Intensives Licht wird demnach die Bildung von Geschlechtsorganen fördern, schwaches hemmen. Starkes Licht bewirkt auch eine Erregung chemischer Prozesse; Umbildungen von Nahrungsstoffen werden eingeleitet, welche die schlummernden Anlagen zur Entfaltung bringen können. Ähnliches ist wiederum bei den Pilzen konstatiert worden[2]); Klebs erwähnt auch, daß in der Tat bei Lebermoosen schwaches Licht die Erzeugung von ♀ Geschlechtsorganen behindere[3]). Bei Blütenpflanzen ist ebenfalls mehrfach gefunden worden, daß eine bestimmte Lichtintensität, wenn nicht der auslösende Reiz, so doch eine Bedingung für die Blütenbildung ist[4]).

Gleich vielen andern Pflanzen, besonders Algen und Pilzen, weist auch *Fegatella conica* unter Umständen nur Zellwachstum und Zellteilung auf; so lange keine Eingriffe in den normalen Gang des Wachstums erfolgen, so lange also die für dasselbe charakteristischen Bedingungen vorhanden sind, tritt keine Fortpflanzung ein, weder geschlechtliche noch ungeschlechtliche. Verletzungen oder Verwesung einzelner Teile der Pflanzen bewirken zunächst eine örtliche Veränderung der Stoffwanderung und dadurch die Erzeugung neuer Vegetationspunkte, Adventivknospen und Brutknöllchen. Eine Änderung in den umgebenden Faktoren, wie Erhöhung der Transpiration durch Abnahme des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft oder starkes Licht, bewirkt eine chemische Veränderung der Nährstoffe und regt die Pflanze zur Bildung besonders metamorphosierter Sprosse mit Geschlechtsorganen an. Die erstere Art der Fortpflanzung findet im ganzen unter den gleichen äußern Bedingungen statt wie das Wachstum, sie bewirkt einen möglichst raschen Ersatz für die zugrunde gegangenen Pflanzenteile oder Pflanzen und dient zugleich einer raschen Ausbreitung; sie kann deshalb zu jeder Zeit auftreten. Da die geschlechtliche Fortpflanzung unter für das Wachstum ungünstigen Umständen zustande gekommen zu sein scheint, so dürfen wir annehmen, daß ihr Endprodukt darauf berechnet ist, das Fortbestehen der Art über ungünstige Zeiten hinaus zu sichern. Die Produkte beider Arten der Fortpflanzung, der geschlechtlichen wie der ungeschlechtlichen,

[1]) Klebs, Z. Physiologie d. Fortpflanzung einiger Pilze. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900. pag. 122 f.)

[2]) Klebs, l. c., pag. 143.

[3]) Klebs, Üb. d. Einfluß auf d. Fortpfl. d. Gewächse. (Biol. Centr. XIII. 1893. pag. 641 f.)

[4]) Jost, Vorl. üb. Pflanzenphys. 1904. pag. 445.

würden sich also im wesentlichen nur in qualitativer Hinsicht unterscheiden.

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden im Laboratorium für allgem. Botanik und Pflanzenphysiologie an der Universität Zürich in den Jahren 1902—04 ausgeführt, und es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Ernst, dem Leiter desselben, für seine Ratschläge, das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und die Mühe, welcher er sich bei der Durchsicht derselben unterzog, meinen besten Dank auszusprechen.

An dieser Stelle danke ich auch Frl. Pauline Wettstein im Sihlwald für ihre Mithülfe beim Sammeln des Materials, sowie Herrn Walter Anderhub in Zürich für die Aufnahme und Überlassung der Photographie, nach welcher Taf. XIII. hergestellt wurde.

## Literaturverzeichnis.

Andreas, J.: Üb. d. Bau d. Wand u. d. Öffnungsweise des Lebermoossporogoniums. (Flora. 1899. p. 161—213.)

Askenasy, Bot. Zeitschr. 1874. Sp. 237. (Sitzungsber.)

Benecke, W.: Üb. d. Keimung d. Brutknospen von Lunularia vulgaris. (Bot. Zeit. 1903. Orig. Abt. H. I. p. 19—46.)

Cavers, F.: Explosive discharge of antherozoids in *Feg. conica.* (Ann. of Bot. XVII. p. 270.)

Chamberlain: Mitosis in *Pellia.* (Bot. Gaz. XXXVI. 1903. p. 28—51.)

Czapek: Z. Chemie d. Zellmembran bei d. Laub- u. Lebermoosen. (Flora. 1899. p. 361—381.)

Davis, B. M.: Nuclear studies on *Pellia.* (Ann. of Bot. XV. 1901. p. 147—170.)

Farmer: On spore-formation. (Ann. of Bot. VIII. p. 35.)

—: On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. (Ann. of Bot. IX. p. 469—523.)

—: Further investigations on the spore-format. in *Feg. conica.* (Ann. of Bot. IX. p. 666.)

—: The quadripolar spindle in the spore-mothercells of *Pellia epiphylla.* (Ann. of Bot. XV. 1901. p. 431.)

Garjeanne: D. Ölkörper d. Jungermanniales. (Flora. 1903. p. 457—82.)

—: Üb. d. Mykorrhiza d. Lebermoose. (Beiheft Bot. Zentr. XV. H. 3.)

Gayet, A.: Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées. (Ann. des sciences nat. Sér. VIII. Bot. T. III. 1897. p. 162—258.)

Göbel, K.: Üb. d. Verzweigung dorsiventraler Sprosse. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. II. p. 430.)

—: Zur Embryologie d. Archegoniaten. (do. II. p. 437.)

—: Z. vergleich. Anatomie der Marchantiaceen. (do. II. p. 529.

—: Die Muscineen. (In Schenk., Handb. d. Bot. II. Band. 1882. p. 315—401.)

Göbel, K.: Vgl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane. (Schenks Handb. d. Bot. Bd. III. 1. p. 99—432.)
—: Archegoniatenstudien. III. (Flora. 1893. p. 98.)
—: Üb. Funktion u. Anlegung d. Lebermooselateren. (Flora. LXXX. 1895. p. 1—37.)
—: Üb. d. Öffnungsmechanismus d. Moosantheridien. (Suppl. Ann. d. jard. de Buitenz. 1898.)
—: Organographie. 1898.
—: Üb. d. Regeneration im Pflanzenreiche. (Biol. Zentr. XXII. 1902. p. 385.)
Golenkin: D. Mykorrhiza ähnlichen Bildungen d. Marchantiaceen. (Flora. XC. 1902. p. 209—20.)
Haberlandt, G.: Physiol. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
Hofmeister: Vgl. Untersuchungen d. Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildg. höherer Kryptogamen. 1851. p. 48—60.
Van Hook: Notes on the division of the cell a nucleusin siouworts. (Bot. Gaz. XXX. 1900. p. 394—99.)
Janczewski: Vgl. Untersuch. üb. d. Entwicklungsgesch. d. Archegonien. (Bot. Zeit. 1872. p. 377 f.)
Ikeno: Beiträge z. Kenntnis d. pfl. Spermatogenese: D. Sperm. b. *Marchantia polymorpha*. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1903. p. 65—88.)
Jost, L.: Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1904.
Kamerling, Z.: Z. Biologie u. Physiologie d. *Marchantieae*. (Flora. 1897. Erg.-Bd. p. 1—68.)
—: Z. Biol. u. Physiol. d. Zellmembran. 1897.
—: D. Bewegungsmechanismus d. Lebermooselateren. (Flora. 1898. p. 157—169.)
Karsten, G.: Beiträge z. Kenntnis v. *Feg. conica*. (Bot. Zeit. 1887. Sp. 649—655.)
Kienitz-Gerloff: Vgl. Untersuchungen üb. d. Entwickl.-Gesch. d. Lebermoossporogonien. (Bot. Zeit. 1874. Sp. 861—235.)
—: Üb. d. Bedeutung d. Paraphysen. (Bot. Zeit. 1886. Sp. 248—255.)
Klebs, G.: Üb. d. Einfluß d. Lichtes auf d. Fortpflanzung d. Gewächse. (Biol. Zentr. XIII. 1893. p. 64.)
—: Die Bedingungen d. Fortpflanzung b. einig. Pilzen u. Algen. 1896.
—: Einige Ergebnisse d. Fortpflanz. Physiologie. (Ber. dtsch. bot. Ges. XVIII. 1900. p. 202.)
—: Z. Physiol. d. Fortpflanz. einiger Pilze. Teil III. Allgem. Betracht. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900. p. 80—203.)
—: Üb. willkürliche Entwicklungsveränderungen b. d. Pflanzen. 1903.
—: Üb. Probleme d. Entwicklung. (Biol. Zentr. Bd. XXIV. 1904. p. 257 ff.)
Kny, L.: Üb. echte u. falsche Dichotomie i. Pflanzenreiche. (Bot. Zeit. 1872. Sp. 341, 699.)
—: Bau u. Entwicklung von *March. polymorpha*. (Sonderabdruck aus dem Text d. VIII. Abt. d. Bot. Wandtaf. 1890.)
Kny u. Böttger: Üb. Durchwachsungen a. d. Wurzelhaaren d. Marchantiaceen. (Sitz.-Ber d. Bot. Ver. d. Prov. Brand. XXI.)
Küster: D. Ölkörper d. Lebermoose u. ihr Verhältnis zu d. Elaioplasten. (Inaug.-Diss.) Basel. 1895.

Lämmermeyr: Üb. d. eigentümlich ausgebildeten inneren Vorsprungsbildungen i. d. Rhizoiden d. Marchantiaceen. (Öst. Bot. Ztschr. 1898. p. 321—324.)

Lampa, E.: Untersuchungen an einigen Lebermoosen. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Band CI. Abt. 1. 1902. p. 477—87.) (Keimung einiger Lebm.).

Leitgeb, H.: D. Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Bez. z. Lichte. (Sitz. Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 74. Abt. 1. 1876. p. 425—35.)

—: D. Infloreszenzen d. Marchantiaceen. (do. Bd. 81. Abt. 1. 1880.)

—: D. Atemöffnungen d. Marchantiaceen. (do. 1680.)

—: Untersuchungen üb. d. Lebermoose. Heft. VI. Die Marchantiaceen. 1881.

Lohmann, J., Beitrag zur Biologie d. Lebermoose. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1903. p. 2.)

Mirbel, M.: Anatomische u. physiol. Untersuchungen über *Marchantia polymorpha*. 1831. Aus d. Frz. übersetzt v. Plotow, (als Anhang b. Nees ab Esenbeck. s. unten. p. 445.)

Moore, A.: The mitosis in the spore- mother- cell of *Pallavicinia*. (Bot. Gaz. XXXVI. 1903. p. 384—388.)

Nees ab Esenbeck, Ch. G.: Naturgeschichte d. europ. Lebermoose. Bd. IV. 1838. (D. Marchantiaceen.)

Němec: Üb. d. Mykorrhiza b. *Calypogeia trichomanes*. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1904. p. 253—68.)

Peklo: Üb. d. Mykorrhizen bei Muscineen. (Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. d. Bohême. 1903. Nach Bot. Zentr. 1904.)

Pfeffer: Studien üb. Symmetrie u. spezifische Wachstumserscheinungen. (Arb. d. bot. Inst. Würzbg. I. 1874. p. 77.)

Prescher: D. Schleimorgane b. d. Marchantiaceen. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 86. Abt. 1. 1882. p. 132—58.)

Quelle: Bemerkungen zu Warnstorf, Üb. d. Rhiz. Init. (Hedwigia. XLI. 1902. p. 174—77.)

Richters: D. Tierwelt d. Moosrasen. (Ber. d. Senckenbg. Nat. Ges. 1900. p. 100.)

Ruge, G.: Beitrag z. Kenntnis d. Vegetationsorgane d. Lebermoose. (Flora. 1893. p. 279—312.)

Sachs, J.: Üb. Anordnung d. Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. (Gesammelte Abh. über Pflanzenphysiologie. Bd. II. Abh. 39. 1878.)

—: Üb. orthotrope u. plagiotrope Pflanzenteile. (do. Abh. 38. 1878.)

Satter: Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Lebermoosantheridiums. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 86. Abt. I. 1882.)

Schiffner: Hepaticae. (In Engler-Prantl. D. natürl. Pflanzenfarm.)

Schilling: Anatomisch-biolog. Untersuch. üb. d. Schleimbildung d. Wasserpflanzen. (Flora. 78. 1894. p. 280.)

Schmidel, J. C.: Icones plantarum et analyses etc. 1747. p. 117—122.

Schostakowitsch, W.: Üb. d. Reproduktions- u. Regenerationserscheinungen b. d. Lebermoosen. (Flora. 79. 1894 (Erg.-B.) p. 350—84.)

Stahl, E.: Pflanzen u. Schnecken. (Jenaisch. Zeitschr. f. Nat. u. Med. XXII. N. F. XV. 1888.)

Stahl, E.: Üb. d. Einfluß d. sonn. u. schatt. Standorts auf d. Laubblätter. (do. XVI. N. f. IX. 1883.)
—: Üb. bunte Laubblätter. (Ann. du jardin de Buitenz. Vol. XIII. p. 137 —216.)
—: D. Sinn d. Mykorrhizabildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900. p. 532—668.)
Strasburger, E.: Die Geschlechtsorgane u. d. Befrucht. bei *March. polymorpha.* (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 409-422.)
—: Histol. Beitr. IV. II. Teil. Schwärmsporen. Gameten, pflanzl. Spermatogenese u. d. Wesen d. Befruchtung. 1892.
—: Bot. Praktikum. IV. Aufl. 1902.
—: Noll. Schenk Karsten. Lehrbuch der Botanik. VI. Aufl. 1904. „Bonner Lehrbuch“.
Tilden, F.: On the morphologie of hepatic elaters, with special reference to the tranching elaters of *Conocephalus conicus.* (Minnesota Bot. Stud. Bull. N. 9. 1894. p. 63—52.)
Underwood: The evolution of the Hepaticae. (Bot. Gaz. XIX. 1894. p. 347.
—: Distribution of the N.-Americ. *Marchantiaceae.* (Bot. Gaz. XX. 1894. p. 67.)
Vaupel, Fr.: Beiträge z. Kenntnis einiger Bryophyten. (Flora. 92. 1903. p. 346—370.)
Vöchting, H.: Üb. d. Regeneration d. Marchantieen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. p. 367—414.)
Voigt: Beiträge z. vgl. Anatomie d. Marchantiae. (Bot. Zeit. 1879.)
Walliczek, W.: Studien üb. d. Membranschleime vegetat. Organe. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893. p. 209—277.)
Warnstorf: Üb. d. Rhizoideninitialen in d. Ventralschuppen d. Marchant. (Hedwigia. XL. 1901. p. 132—135.)

## Figurenerklärung.

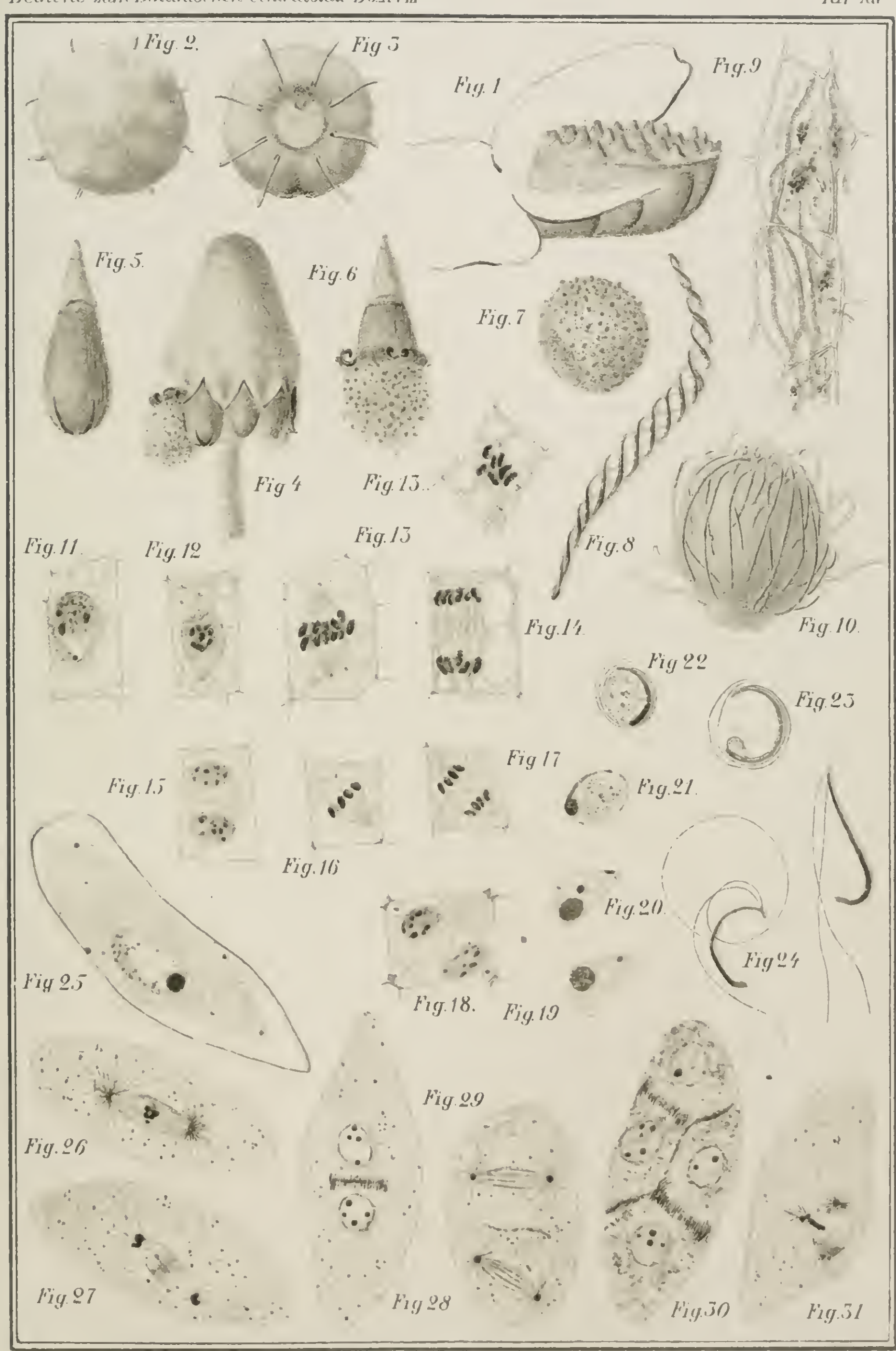
### Tafel XII.

1. Antheridienstand zur Zeit der Reife. $\frac{9}{1}$.
2. Archegonienstand z. Zeit d. Reife, v. oben gesehen. } $\frac{20}{1}$.
3. „ „ „ „ „ v. unten „ }
4. Hut mit reifen Sporogonien, diese in verschiedenen Stadien des Öffnens. $\frac{6}{1}$.
5. Einzelnes Sporogonium, sich mit Längsrissen öffnend. } $\frac{9}{1}$.
6. do. mit zurückgeschlagenen Zähnen. }
7. Einzelne Spore. $\frac{220}{1}$.
8. Elatere. $\frac{220}{1}$.
9. Einzelne Zellen aus dem interstitienlosen Gewebe, mit Mykorrhizen. $\frac{400}{1}$.
10. Brutknöllchen. $\frac{38}{1}$.
11—24. Spermatogenese. $\frac{1700}{1}$.
 11—15. Teilung der Antheridialzellen.
 16—18. Bildung der Spermatiden.
 19—23. Bildung der Spermatozoiden aus den Spermatiden.
 24. Spermatozoiden.

25—31. Sorogenese. 450/1.
25. Sporenmutterzelle.
26—28. Erste Kernteilung.
29—30. Zweite „
31. „Tripolare Spindel".

**Tafel XIII.**

Photographie eines Rasenstückes, im Sihlwald. An Ort und Stelle aufgenommen am 20. April 1904. Natürliche Größe. Thallus mit Areolen und Atemöffnungen, im untern Teile die Winterknospen sichtbar, die sich eben zu entfalten beginnen. In der Ecke links ein Stiel mit Sporogon von *Pellia calycina* N. a. E. In zahlreichen Hüten sind die Sporogonien bereits herausgefallen.




E. Bolleter del. Verlag von Georg Thieme in Leipzig Schumann & Co. F.-G. Leipzig P.





Bolleter. Verl. von Georg Thieme in Leipzig. Sinsel & Co., G. m. b. H., Oetzsch-Leipzig.



# Über die kolloïdale Natur der Stärkekörner und ihr Verhalten gegen Farbstoffe.

## Ein Beitrag zur Theorie der Färbung.

Von

**Dr. Hugo Fischer,**
Privatdozent der Botanik an der Universität Bonn.

Auf die Frage (die eigentlich keine Frage ist) nach der kolloïdalen Natur der Stärkekörner in diesen Zeilen näher einzugehen, war ursprünglich meine Absicht nicht. Doch veranlaßt mich dazu eine Stelle in dem neuesten Werk von Czapek (I), woselbst auf S. 313 folgendes zu lesen steht:

„Wenn auch nicht in Abrede gestellt werden soll, daß kolloïdale Stoffe trotz aller Analogien der Stärkekörner mit Sphärokristallen hervorragenden Anteil an dem Aufbau der Amylumkörner nehmen können —" (der Nachsatz betrifft meine im Jahre 1898 veröffentlichte Abhandlung, welcher Mangel an Klarheit vorgeworfen wird).

Nun ist es mir niemals eingefallen, zu behaupten, die Stärkekörner setzten sich zu einem Teil aus kristallinischer, zum andern Teil aus kolloïdaler Substanz zusammen: ich behaupte dergleichen auch heute nicht, weil nicht die leiseste Spur eines Beweises für eine solche Anschauung zu meiner Kenntnis gelangt ist.

Czapek befindet sich im völligen Irrtum über die Fragestellung, wenn er meint, es handle sich darum, einen wie großen Anteil kolloïdale Stoffe an der Zusammensetzung der Amylumkörner nehmen; denn von einer Mischung kristallisierter und kolloïdaler Substanzen ist überhaupt nicht die Rede. Auf die geringen Unterschiede, die man an Lösungsprodukten des Stärkekorns beobachtet hat, wie z. B. die $\alpha$- und $\beta$-Amylose von Arthur Meyer (I), gehe ich hier nicht ein, weil dieselben unwesentlich sind für die vorliegende Frage. Wären im Stärkekorn kristallinische und kolloïdale Substanzen gemischt, so müßte es doch leicht gelingen, etwa durch Dialyse, die beiderlei Substanzen voneinander zu trennen.

Zu der unbestrittensten aller Tatsachen, die wir bezüglich des Stärkekornes kennen, gehört die, daß es beim Erwärmen mit Wasser voll und ganz, quantitativ, zu Kleister wird. Ich sollte meinen, damit wäre die Frage, ob Kristall oder Kolloïd, ein für allemal entschieden. Wenn ich in meiner zitierten Arbeit auf diese allbekannte Tatsache nicht ausdrücklich hingewiesen habe, so war der Grund dafür der, daß ich es für überflüssig hielt. Was in ein Lehrbuch für Anfänger paßt, gehört nicht immer in eine wissenschaftliche Abhandlung. Was vielleicht noch fraglich sein könnte, liegt auf anderem Gebiet.

Die beiden Körperklassen der Kristallide[1]) und Kolloïde sind, so gut sie in ihren typischen Vertretern charakterisiert sind, doch andererseits durch Übergänge verbunden. Ein solches Übergangsglied sind z. B. die natürlichen und die künstlichen Eiweißkristalle oder besser -kristalloïde; denn wenn wir schon einen Gegensatz von Kolloïden und Kristalliden nicht leugnen können, so ist zweifellos die Quellbarkeit ein sehr wichtiges, wenn nicht das allerwichtigste Merkmal der ersteren Körperklasse, und trotz ihrer Kristallform und der (für ihre Größe relativ geringen, schon bei der gewöhnlichen Quellung in Wasser verschwindenden) Doppelbrechung sind darum die Eiweißkristalloïde doch deutlich verschieden von echten Kristallen, wie die des Kupfervitriols oder des Feldspates. Ihre Kolloïdnatur äußert sich, außer in der Volumzunahme und in jener eigentümlichen Zustandsänderung, welche wir als Quellung bezeichnen, in der beträchtlichen Größe ihrer Molekel, in den Eigenschaften ihrer Lösung, insbesondere in der äußerst langsamen Diffundierbarkeit und der minimalen osmotischen Wirksamkeit.

Freilich ist auch der Begriff des Kristalles nicht leicht zu umgrenzen. Wenn Nernst (IIb, S. 76) den Kristall definiert als einen homogenen Körper, in welchem sich verschiedene, von einem seiner Punkte auslaufende Richtungen physikalisch verschieden verhalten — so ist diese Fassung des Begriffes doch wohl etwas zu weit. Physikalische Verschiedenheit in verschiedenen Richtungen findet ihren sichtbarsten Ausdruck in der Doppelbrechung; diese Erscheinung können aber, wenn gewisse Bedingungen erfüllt sind, auch solche Körper zeigen, die zweifellos kolloïdaler bezw. amorpher Natur sind.

Ich übergehe die Fälle, in welchen durch Druck oder Zug eine vorübergehende Doppelbrechung erzeugt wird, und be-

[1]) Ich möchte hierdurch anregen, die übliche Schreibweise Kristalloïde in Kristallide umzuändern: nach dem sonst üblichen Sinn der Endung -oïd müßte Kristalloïd ein Ding bezeichnen, der wohl aussieht wie ein Kristall, aber kein richtiger Kristall in des Wortes eigentlicher Bedeutung ist (*Limnanthemum nymphaeoïdes* hat wohl Ähnlichkeit mit einer *Nymphaea*, ist aber keine *Nymphaea*). In diesem Sinne können wir aber die Bezeichnung Kristalloïde sehr wohl beibehalten für die kolloïdalen Eiweiß-Kristalle; vgl. den Text.

schränke mich auf solche Dinge, bei denen die Doppelbrechung zur dauernden Eigenschaft werden kann.

Wenn man eine geschmolzene Masse, wie Glas, Kanadabalsam oder dergl., in Fäden auszieht und auf diese noch im letzten Augenblick des Erstarrens einen nicht zu schwachen Zug ausübt, so bleiben sie doppelbrechend, obwohl man nicht gut behaupten kann, sie wären durch die Zugkraft aus amorphen Körpern zu kristallinischen geworden; auch der Einwand, Glas, Kanadabalsam usw. beständen aus doppelbrechenden Kristallen, die gewöhnlich unregelmäßig durcheinander lägen und durch die Zugkraft parallel gerichtet würden, ist wohl ernstlich nicht diskutierbar.

Ein Tropfen von Gelatinelösung (etwa 5—10 g in 100 ccm Wasser), den man an der Luft eintrocknen läßt, zeigt danach die Doppelbrechung so schön wie nur ein kristallinischer Körper. Davon zeigt sich freilich nur sehr wenig in der Aufsicht; bringt man den Tropfen aber auf ein Scheibchen von Kork, Holundermark oder dergl., so kann man ihn, nachdem er trocken geworden, mit dem Rasiermesser senkrecht zur Erstarrungsoberfläche in dünne Schnitte zerlegen, und diese zeigen, von der Seite gesehen, im Polarisationsmikroskop genannte Erscheinung ganz ausgezeichnet. Einlegen der Schnitte in Wasser und die dadurch bewirkte Quellung ändern an der Doppelbrechung zunächst wenig. Nach Nernsts Definition (vgl. o.) müßte dieses im übrigen homogene Gelatinescheibchen ein Kristall sein!

Die Doppelbrechung kann also kein ausschlaggebendes Merkmal der Kristallnatur sein; zum ferneren Beweise dessen erinnere ich nochmals an die Schleimklumpen in Orchideen-Knollen, welche (aus Alkohol-Material) die Eigenschaft der Doppelbrechung in ausgezeichneter Weise besitzen (vgl. Hugo Fischer I, S. 74), aber sicherlich ebenfalls nicht kristallinischer Natur sind. — Die genannten Beispiele sind nur einige unter vielen.

Wenn wir nunmehr zu den Stärkekörnern zurückkehren, so scheint es mir nicht im mindesten fraglich, daß dieselben ganz aus kolloïdalen Substanzen bestehen; fraglich ist nur, ob diese Substanzen neben ihren unleugbar kolloïdalen Eigenschaften auch Merkmale der Kristallide besitzen. Die Quellung, den allmählichen Übergang aus einem glasigspröden in einen gallertig-weichen Körper, die Kleisterbildung, das hohe Molekulargewicht, die unmeßbar geringe osmotische Druckwirkung und die äußerst langsame Diffusion durch geschlossene Häute darf ich mir wohl gestatten zu den Merkmalen kolloïdaler Körper zu zählen; mit dieser Anschauung befinde ich mich in der vortrefflichen Gesellschaft der hervorragendsten Autoritäten auf physikochemischem Gebiet.

Hinsichtlich der Doppelbrechung läßt sich nun freilich darüber streiten, ob sie gerade im Fall der natürlichen Amylumkörner, denen sie regelmäßig und unter allen Bedingungen zukommt (die kleinen Körner innerhalb der Chloroplasten der Mesophyllzellen zeigen sie allerdings meistens nicht, wohl aber

alle einigermaßen größeren Körner im Parenchym von Stengeln, Knollen und Samen, in den Stärkescheiden usw.), nicht vielleicht auf Kristallnatur hindeute. Daß die Doppelbrechung keine andere Ursache hat, als eine (an den in fast allen Beziehungen so sehr ähnlichen Inulinsphäriten direkt zu beobachtende) Selbstzusammenziehung in Richtung der Tangente, ist mir mehr als wahrscheinlich. Ein sachlicher Einwand gegen diese schon 1898 von mir vertretene Anschauung ist mir bisher nicht zu Gesicht gekommen, und eine bessere Erklärung der Erscheinung habe ich inzwischen weder bei anderen, noch auch meinerseits finden können.

Zu sagen: Die Amylumkörner sind doppelbrechend, weil sie aus doppelbrechenden Kristallen bestehen — das ist eine Art der Erklärung, die doch nur sehr bescheidenen Ansprüchen genügen kann.

Kein echter Kristall verrät überdies eine Abschwächung seiner Polarisationserscheinungen infolge von Wasserzutritt, wie diese bei den Stärkekörnern zu beobachten ist.

Es ist schließlich ein Streit um Auffassungen und dehnbare Begriffe, ob man in jener Differenzierung, die zu einer anfangs nicht vorhandenen Anisotropie führt, noch einen Kristallisations-Vorgang sehen will oder nicht: bei weiter Fassung kann man letzteren Begriff vielleicht noch auf obige Erscheinung ausdehnen, und damit genug hiervon!

Die Amylumsubstanz (wie auch das Inulin) hat noch eine zweite Eigenschaft, durch deren Besitz sie sich den Kristalliden nähert, das ist die Fähigkeit, sich unter gewissen (bei weitem nicht unter allen) Bedingungen überhaupt in begrenzten Körpern aus Lösungen niederschlagen zu können, und nicht, wie Gelatine bei Eindunsten des Lösungsmittels, als homogene Decke zu erstarren. Beide, Amylum wie Inulin, bilden aber ihre „Sphärokristalle“ doch nur bedingungsweise, und können gegebenen Falles auch jene amorphen Krusten bilden. Erstere sind aber, was nicht übersehen werden darf, besten Falles schon eine sehr reduzierte Art der Kristallisation.

Meine, an direkte Beobachtungen anknüpfenden Betrachtungen zusammenfassend, komme ich zu dem Ergebnis:

Die das Amylumkorn aufbauenden Substanzen haben mit der Klasse der Kolloïde gemein:

1. Die Volumvergrößerung durch Wasserzutritt bezw. Verkleinerung bei Wasserabgabe,
2. die Zustandsänderung von glasig-spröde in weich-gallertig,
3. die Kleisterbildung,
4. das hohe Molekulargewicht,
5. die sehr schwache osmotische Fähigkeit ihrer Lösungen,
6. die äußerst geringe Diffusionsgeschwindigkeit.

Dieselben haben mit kristallinischen Stoffen gemein:

1. Die Fähigkeit, in begrenzten Körpern von mehr oder weniger bestimmter Form aufzutreten,
2. die an solchen Körpern zu beobachtenden Polarisationserscheinungen.

Wenn wir nun diese beiden Gruppen von Merkmalen gegeneinander abwägen und dabei nicht vergessen, was oben auseinander gesetzt wurde: daß in beiden letztgenannten Eigenschaften die Amylumsubstanzen nicht auf der Höhe eines normalen Kristalles i. eng. S. stehen, sondern beide Eigenschaften nur in reduziertem Maße und bedingungsweise besitzen, so kommen wir doch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu dem Schlusse, daß die das Stärkekorn aufbauenden Stoffe ihrem Wesen nach Kolloïde sind, trotz gewisser Anklänge an kristallisierte Körper.

Beiläufig bemerke ich, daß das sonst ähnliche Inulin die Kleisterbildung vermissen läßt, daß es etwas rascher diffundiert als die Stärke, und daß die alsbald zu besprechende Fähigkeit der Farbstoffspeicherung ihm nicht zukommt. Das Inulin steht also, trotz kolloïdaler Eigenschaften, den Kristalliden um etwas näher als die Stärke. Leider ist das natürliche Inulin, das ein ganz anderer Körper ist als das dargestellte Inulin, wegen seiner raschen Veränderung bisher noch keiner Untersuchung zugänglich gewesen. Es bildet noch flüssige Lösungen mit Wasser etwa im Verhältnis 1 : 1, setzt sich aber sehr bald nach dem Auspressen des Saftes in die bekannte Modifikation um, von welcher beim Abkühlen der heiß bereiteten Lösung nur 1 Teil in 100 Teilen Wasser gelöst bleibt. — Dem Inulin in vielen Beziehungen ähnlich ist das Amylodextrin.

Meine im Jahre 1898 entwickelte Anschauung vom Zustandekommen der Schichtung der Amylumkörner bedarf einer kleinen Ergänzung: ich nahm damals an, die „wasserreicheren“ Schichten entständen durch radial gestellte, zonenförmig angeordnete, wassererfüllte Sprünge innerhalb der Stärkesubstanz, analog dem direkt zu beobachtenden Bau gewisser Inulinsphärite. Nun lehrt jedoch eine (nicht von mir herrührende, zweifellos ältere) Beobachtung, daß das Innere des Stärkekorns schon in kaltem Wasser beträchtlich stärker aufquillt, als die äußerste Schicht, so daß zerriebene Amylumkörner schon mit kaltem Wasser eine Art von Kleister ergeben. Besonders schön läßt sich das beobachten, wenn man unter dem Mikroskop durch einen Druck auf das Deckgläschen in Wasser liegende Körner zersprengt: dann quillt eine halbflüssige Masse aus dem Innern heraus, an der von Schichtung oder Doppelbrechung nichts mehr zu sehen ist, während eine dichtere äußere Schicht von meßbarer Dicke wenigstens die äußere Form des unverletzten Kornes und die Doppelbrechung noch beibehält. Die innere Masse des Stärkekorns ist also so quellbar, daß man nicht wohl annehmen kann, es bestände eine wasserärmere Substanz und reines Wasser (letzteres die Spalten erfüllend) nebeneinander. Man wird also

zu der Vermutung gedrängt, daß in diesen anzunehmenden radialen Spalten nicht einfach Wasser, sondern ein relativ dünner Stärkekleister sich befinde. — Diese starke Verquellung des Korninneren ist wohl die Ursache davon, daß Mikrotomschnitte durch Stärkekörner, mit denen ich es verschiedentlich versucht habe, mir noch niemals ein auch nur einigermaßen deutliches Bild vom inneren Bau der Objekte gegeben haben.

## Das Verhalten der Stärkekörner zu Farbstoffen.

Den oben genannten sechs Eigenschaften, welche den Substanzen des Amylumkornes ihre naturgemäße Stellung unter den Kolloïden anweisen, haben wir noch eine siebente anzureihen, das ist die Fähigkeit der Farbstoffspeicherung, die, wie wir sehen werden, und wie ich darum nicht im voraus ausführlicher begründen will, in dieser Weise bisher nur an kolloïdalen Körpern oder an Flüssigkeiten beobachtet worden ist, nicht an echten Kristallen.

Das Zustandekommen der künstlichen Färbungen, die ja bekanntermaßen eine überaus wesentliche Rolle in der Mikroskopie spielen, und durch welche unsere Kenntnis von dem innersten Bau und Getriebe der Organismen so manche schätzbare Bereicherung und Vertiefung erfahren hat, ist öfters auch der Anlaß zu theoretischen Betrachtungen gewesen, und das um so mehr, als die Farbstoffaufnahme durch die verschiedenen Zellbestandteile keine zufällige Eigenschaft ist, sondern sehr wichtige Schlüsse auf das Wesen der organischen Substanz gestattet.

Hier möchte ich ein paar Worte einschalten über den Sinn, den ich mit der Bezeichnung „organische Substanz“ verbinde; ich brauche das Wort natürlich in anderem Sinne, als die Chemie, und begreife darunter das, was man gewöhnlich nach Nägeli's Vorgang „organisierte Substanz“ nennt. Es ist mir schlechterdings unmöglich, Stärkekörner, Gelatine, Gummi und dergl. als „organisiert“ anzuerkennen, und es sollte endlich einmal mit dem Mißbrauch dieses Wortes aufgeräumt werden; „organische Substanz“ bezeichnet aber weit charakteristischer die Stoffe, welche die Pflanzen- und Tierzelle aufbauen, als allerhand chemische Verbindungen, wie Jodaethyl oder Bleiacetat. Spricht man doch auch schon ziemlich allgemein lieber von der „Chemie der Kohlenstoff-Verbindungen“ als von der „Organischen Chemie“, und wendet den letzteren Ausdruck nur der Kürze und Bequemlichkeit wegen an.

Über das Wesen des Färbeprozesses bestehen drei sich bekämpfende Anschauungen:

Die „physikalische“ Theorie sieht in der Farbstoffaufnahme eine Erscheinung der Adhäsion; sie setzt im Innern der zu färbenden Körper Oberflächen voraus, denen sich die Farbstoff-Molekel auflagern sollen.

Die „chemische“ Theorie erklärt den Vorgang für analog einer Verbindung, wie zwischen Säure und Basis.

Die „chemisch-physikalische“ oder „Lösungs“-Theorie geht von der Tatsache aus, daß es kolloïdale Körper sind, die wir färben, Körper, die sehr wesentliche Eigenschaften mit den Flüssigkeiten gemeinsam haben, so auch die Eigenschaft, andere Substanzen in Lösung aufzunehmen; sie faßt also den Vorgang der Färbung als Lösung auf.

Ich gehe alsbald zur Darlegung der an Stärkekörnern zu beobachtenden färberischen Tatsachen über, und bemerke, daß ich durchweg mit käuflicher, roher Kartoffelstärke gearbeitet habe, welche nach mikroskopischer Prüfung sich als ein fast völlig reines Präparat erwies.

Die Farbstoffaufnahme durch Stärkekörner ist keineswegs eine neue Beobachtung; auch ich selbst habe im Jahre 1898 einige Untersuchungen darüber veröffentlicht, denen sich dann spätere angeschlossen haben. Meine Methode unterschied sich insofern von den in der Mikroskopie meist üblichen färbetechnischen Verfahren, als diese gewöhnlich mit gesättigten Farblösungen arbeiten und die überfärbten Präparate auswaschen, während ich die Aufnahme aus sehr verdünnten oder höchstens mäßig starken Lösungen, ohne Auswaschung, zum Gegenstand meiner Studien machte.

Zunächst ergibt sich, daß die von mir benutzten Farbstoffe sich bezüglich ihres Verhaltens zu den Stärkekörnern in drei Kategorien gruppieren lassen, die allerdings wohl nicht durch scharfe Grenzen geschieden werden können.

Die einen dringen in Stärkekörner überhaupt nicht ein, oder doch erst nach wochenlanger Einwirkung; es sind dies: Carmin, Hessisch-Purpur, Diamin-Echtrot, Kongorot, Anilinblau, Cyanin, Benzoschwarzblau, wasserlösliches Nigrosin. Aus Lösungen dieser Farbstoffe fallen die Stärkekörner als weißes Pulver nieder, unter dem Mikroskop erscheinen sie völlig farblos[1]; ließ ich das Lösungsmittel (Wasser, beim Cyanin Alkohol von 50 Proz.) verdunsten, so bildete der Farbstoff eine Kruste auf den Stärkekörnern, die sich hierbei wie homogene feste Körper, etwa Quarzkörner oder dergl., verhielten. Jedoch konnte ich für das Kongorot nach mindestens vierwöchigem Aufenthalt in der Lösung feststellen, daß manche Stärkekörner einen blaßrötlichen Ton angenommen hatten; auf die Bedeutung dieser Erscheinung komme ich später zurück.

Die Farbstoffe der zweiten Gruppe werden von den Stärkekörnern zwar merklich aufgenommen, aber langsam und nicht sehr intensiv; selbst nach mehreren Stunden oder Tagen ist die Färbung der Körner schwächer oder nur wenig stärker als die der umgebenden Flüssigkeit. Hierher gehören: Fuchsin S, Corallin, Eosin, Croceïn, Tropaeolin 00 und 000, Pikrinsäure,

[1]) Keineswegs so, als ob Interstitien zwischen ungefärbten Substanzteilchen mit der Farblösung erfüllt sein könnten!

Methylblau, Methylenblau, Indigcarmin, Haematoxylin, Bismarckbraun.

Wiederum andere Farbstoffe werden in kurzer Zeit, meist in weniger als einer Minute, von den Stärkekörnern eingesogen, aber nicht nur in gleicher Menge, wie sie in der Farblösung enthalten sind, sondern in viel höherer Konzentration; es ist ein höchst einfacher, aber interessanter Versuch, Stärke (etwa 1 ccm) im Reagenzglas mit verdünnter wäßriger Fuchsinlösung (1 : 10000 bis 1 : 100000) zu schütteln und absetzen zu lassen; alsbald sieht man schon mit bloßem Auge die intensiv gefärbten Körner zu Boden sinken und als tiefroter Niederschlag sich anhäufen, während die überstehende Flüssigkeit sehr viel ärmer an Farbstoff zurückbleibt. Ähnlich dem Fuchsin verhalten sich Neutralrot, Saffranin, Chrysoïdin, Malachitgrün, Methylgrün, Jodgrün, Brillantgrün, Nilblau, Gentianaviolett, Methylviolett, Thionin und spritlösliches Indulin. Letzteres ist unter den wenigen Farbstoffen, die ich untersucht, der einzige wasserunlösliche, der von Stärkekörnern intensiv gespeichert wird; ich verwendete es in Alkohol von 50 Proz. gelöst.

Betrachten wir diese Resultate unter dem Gesichtspunkt der chemischen Färbungstheorie, so muß es auffallen, daß sich unsere drei Kategorien mit irgend welchen chemischen Beziehungen nicht in völligen Einklang bringen lassen; zwar besteht die Tatsache, daß basische Farbstoffe besonders stark gespeichert werden, aber das ausgesprochen basische Methylenblau gehört zu den am schwächsten und am langsamsten aufgenommenen, schwächer und langsamer als das saure Eosin und die Pikrinsäure.

Die Stärkekörner verhalten sich hier wesentlich anders als Klümpchen von Kieselsäuregallerte, die ich zum Vergleich heranzog; hier wird Methylenblau besonders intensiv gespeichert, das ebenfalls basische Fuchsin etwas weniger, Säurefuchsin aber nur schwach aufgenommen. Gerade hier ist aber der saure Charakter des speichernden Kolloïds unzweifelhaft.

Auch wird der oben beschriebene Versuch mit der Fuchsinlösung dadurch nicht wesentlich in seinem Erfolg geändert, daß man der Farblösung soviel Ammoniak oder Salzsäure zufügt, bis soeben eine deutliche Änderung des Farbentones eintritt; auch dann findet eine sehr starke Anreicherung des Farbstoffes in der Stärke und eine weitgehende Entfärbung der Flüssigkeit statt. Da die Lösung weit weniger als 1 mg Fuchsin enthielt, und nur etwa 0,1 g Stärke zur Verwendung kam, so kann von einer Neutralisation der reichlich zugefügten Säure oder Base nicht entfernt die Rede sein.

Um den Vorgang der Farbstoffaufnahme auch von Seiten der Adhäsionstheorie zu beleuchten, ist eine andere Beobachtung von besonderer Wichtigkeit: Wenn man Stärkekörner in einem Wassertropfen unter Deckglas auf den Tisch des Mikroskopes bringt, letzteres auf das Objekt einstellt, und dann vom Rande her einen Tropfen wäßriger Fuchsinlösung 1:10000 bis 1:100000 hinzutreten läßt, so kann man direkt sehen, wie die Färbung in

den Körnern von außen nach innen vordringt: mit der Uhr in der Hand habe ich festgestellt, daß rund 15 Sekunden (!) vergehen, bis die Durchfärbung eines größeren Stärkekornes vollendet ist.

Stellen wir uns nun nach Nägeli's Micellar-Hypothese das Stärkekorn als ein Aggregat von freischwebenden, durch eine besondere Art der Kohäsion zusammengehaltenen, wasserumspülten Kristallen vor, oder nach anderen, über das Wesen der Kolloïde geäußerten Anschauungen als eine Art von Schwammgerüst[1], das von Wasser führenden Kanälen durchzogen ist, so müßte zweifellos ein immer wiederholter Austausch der Flüssigkeit in den „Interstitien" mit der umgebenden Farblösung stattfinden. Um eine bestimmte Berechnung aufstellen zu können, will ich einmal annehmen, daß diejenige Menge der Farblösung, welcher ein Stärkekorn den Farbstoff entzieht, hundertmal so groß wäre als die Menge des Imbibitionswassers; diese Annahme wird ungefähr den Versuchsbedingungen entsprechen, es macht jedoch für unsern Zweck wenig aus, wenn wir auch das Verhältnis halb oder doppelt so groß ansetzen.

Es tritt also 1 vol. Imbibitionswasser aus den Interstitien aus und 1 vol. Farblösung dafür ein; der Farbstoff wird auf den Micellen oder an den Gangwänden niedergeschlagen, in den Interstitien ist jetzt wieder reines Wasser enthalten, der Austausch beginnt dann von neuem, darauf folgt wieder eine Ausfüllung, u. s. f. Infolge der wiederholten „Adsorption" des Farbstoffes muß nun eine fortgesetzte Verdünnung der umgebenden Lösung stattfinden; diese Verdünnung geht natürlich nicht in arithmetischer, sondern in geometrischer Progression weiter, da das zweite, dritte usw. Volumen der Farblösung immer je ein Hundertstel weniger von dem Farbstoff enthält, als das vorhergehende. Berechnen wir nun aus der geometrischen Reihe die fortschreitende Verdünnung (auf die genaue Wiedergabe der Rechnung darf ich wohl verzichten), so ergibt sich, daß nach 100maligem Austausch 63,35 %, nach 200maligem 86,56 %, nach 300maligem 95,07 % des Farbstoffes in das Stärkekorn übergewandert ist, der jeweilige Rest von 36,65 — 13,44 — 4,93 % entspricht der fortschreitenden Verdünnung der umgebenden Farblösung. Da die eintretende Entfärbung ungefähr zwischen dem zweiten und dritten Wert liegen dürfte, dem letzteren aber jedenfalls näher, so wären wir zu der Annahme gedrängt, daß in 15 Sekunden mindestens 250mal ein völliger Austausch des Imbibitionswassers stattfinden müßte! Und was wären die Ursachen dieser erstaunlich rapiden Bewegung? Einmal die jedenfalls nicht sehr starke (vgl. u.) Anziehung der hypothetischen Oberflächen auf die Fuchsin-Molekel, sodann der

[1]) Der allbekannte Badeschwamm hat dadurch, daß er porös ist und außerdem aus einer quellbaren Substanz besteht, hinsichtlich der Erklärung der Quellungserscheinungen viel Verwirrung angerichtet. Manchem ist es eben nicht gelungen, die beiden Eigenschaften auseinander zu halten.

osmotische Druck einer Flüssigkeit, die noch nicht einmal 0,00003 mol. im Liter gelöst enthält!

Die Farbstoffspeicherung in Stärkekörnern gibt uns noch weitere Gesichtspunkte für die Theorie der Quellung, insofern sie jene Ansichten widerlegt, die im allgemeinen wohl als überwunden gelten können, denen man aber doch noch hier und da begegnet. Nach diesen Meinungen soll auch die Quellung selbst eine Art der Oberflächenwirkung sein. Nun ist berechnet, daß der Quellungsdruck der Stärke über 2000 Atmosphären beträgt; wenn jetzt das Stärkekorn mit der aus obigen Beobachtungen zu erschließenden Heftigkeit die an den Oberflächen seiner Teilchen haftenden Wassermolekel durch Fuchsinmolekel zu ersetzen bestrebt ist, so muß natürlich die „Affinität“ zwischen beiden noch weit größer sein, als die zwischen den inneren Oberflächen und dem Adhäsionswasser. Das kann aber aus einem anderen Grunde nicht sein:

Es gibt nämlich eine Kraft, die wiederum weit stärker ist, als die Anziehung der Stärke zum Fuchsin. Stellt man Färbungsversuche im Reagenzglas, in der oben beschriebenen Art an, nur mit dem Unterschied, daß man zur Farblösung nicht Wasser, sondern Alkohol von 50% oder Essigsäure von 50% anwendet, so bleibt die Stärkefärbung aus, die Körner fallen nach dem Umschütteln fast farblos nieder, als gehörte das Fuchsin zu den Farbstoffen der ersten oder höchstens der zweiten Kategorie (vgl. o., S. 415). Demzufolge müßten also Alkohol und Essigsäure eine Verwandtschaft zum Fuchsin besitzen, die über die Verwandtschaft wasserfreier Amylose zu Wasser (= mehr als 2000 Atmosphären!) noch sehr, sehr weit hinaus ginge! Jener Verwandtschaft müßte dann auch eine ganz ungeheure Lösungswärme des Fuchsins in Alkohol entsprechen, die aber in Wirklichkeit nicht vorhanden ist.

Und noch ein weiteres Wort zur Oberflächen-Theorie des Färbungs- wie des Quellungsvorganges: Läßt man ein bis zur Sättigung mit Fuchsin (oder anderen Farbstoffen der dritten Gruppe) getränktes Stärkekorn eintrocknen, und befeuchtet es sodann, so quillt es, bevor es seine Entfärbung beginnt, und läßt bezüglich der Quellung keinen Unterschied gegen ein ungefärbtes Korn erkennen. Wären die Oberflächen, welche die Quellung bedingen sollen, mit Fuchsinteilchen überzogen, so müßte das ganze wie ein Stückchen Fuchsin, nicht wie ein Stärkekorn sich verhalten, von Quellung könnte keine Rede sein, denn die Adhäsion der Fuchsinteilchen soll ja größer sein als die des Wassers, und Fuchsin quillt nicht. Die Oberflächen der Micelle können aber als Oberflächen nicht wirken, wenn sie mit Fuchsinmolekeln überdeckt sind.

Gegen eine eigentliche chemische Bindung zwischen Stärkesubstanz und Fuchsin sprechen aber ebenfalls gewichtige Bedenken, außer dem schon auf S. 416 geäußerten. Die im vorletzten Absatz berichteten Tatsachen fordern gebieterisch die Deutung, daß die Verwandtschaft zwischen Alkohol bezw. Essigsäure und

Fuchsin größer ist als die des Fuchsins zur Amylose. Im ersteren Fall haben wir zweifellos einen Vorgang der Lösung zu sehen, und wenngleich die physikalische Chemie eine scharfe Grenze zwischen Verbindung und Lösung nicht zu ziehen vermag[1], so klingt es doch absurd, daß einer Verbindung (Stärke—Fuchsin) eine so sehr viel schwächere Affinität entsprechen sollte, als einer Lösung (Alkohol—Fuchsin).

Durch verdünnten Alkohol werden Stärkekörner, wie die meisten andern Objekte der mikroskopischen Färbetechnik, sehr rasch entfärbt, d. h. der Farbstoff in die umgebende Flüssigkeit aufgenommen. Das gelingt aber nicht am trockenen Objekt mit wasserfreiem Alkohol. So wenig, als wasserfreie Stärkekörner aus absolut-alkoholischer Farblösung Farbstoff aufnehmen, selbst an ihrer Oberfläche nicht, so wenig werden die gefärbten durch absoluten Alkohol entfärbt (wobei allerdings äußerlich anhaftender Farbstoff durch den Alkohol hinweg gelöst wird). Das gleiche gilt aber auch von anderen Präparaten, wie ich an Hefen- und Bakterienkulturen, die ich auf Glas angetrocknet, beobachten konnte: im ersteren Fall keine Farbstoffaufnahme, im letzteren keine Auswaschung[2]. Rein chemisch ist dies Verhalten kaum zu verstehen. Auch ist nicht einzusehen, warum der Alkohol nicht sämtlichen Farbstoff herauslösen sollte, wenn dieser als Ausfüllung der Micellarinterstitien im gefärbten Korn vorhanden wäre; das Fuchsin müßte doch zwischen den Micellen herausgelöst werden, wie der Mörtel zwischen Mauersteinen. Das geschieht jedoch nicht, auch nicht nach Tagen und Wochen, und auch nicht an Hefen- und Bakterienzellen. Ganz genau ebenso verhalten sich aber auch angeschnittene oder durchschnittene Amylumkörner, so daß auch der Einwand einer dichteren, die Diffusion verhindernden Außenschicht wegfällt.

Wie zu Anilinfarben, so verhalten sich die Stärkekörner auch zu allerhand anderen löslichen Stoffen. Hier erscheint mir ein Versuch besonders beachtenswert: ich befeuchtete Stärkekörner mit verdünnter Essigsäure, ließ dieselben trocken werden und behandelte sie wiederholt mit starkem Alkohol, bis dieser keine saure Reaktion mehr zeigte; darauf wurde die Stärke noch einige Tage in absolutem Alkohol belassen, in welchen keine nachweisbare Spur von Säure überging. Brachte ich nun eine kleine Probe der Körner auf blaues Lackmus-Papier und setzte einen Tropfen Wasser oder 50prozentigen Alkohol hinzu, so färbte sich das Papier sofort lebhaft rot. Wäre die Essigsäure zwischen feste Teilchen des Kornes „intermicellar“ eingelagert, so wäre nicht einzusehen, warum der Alkohol sie daselbst nicht heraus-

[1]) Vgl. W. Nernst (1b) S. 32: „Die Unterschiede zwischen physikalischen Gemischen und chemischen Verbindungen sind doch nur graduelle und zwischen beiden finden wir in der Natur alle Abstufungen.“

[2]) Damit stimmt gut die wiederholt bestätigte Erfahrung überein, daß trockene Bakterien von starkem Alkohol wenig bis garnicht geschädigt werden, während verdünnter Alkohol ein ziemlich kräftiges Bakteriengift ist.

holen sollte. — Der gleiche Versuch mit Ammoniaklösung gelang nicht; obwohl analog der Speicherung der basischen Anilinfarben gerade eine Aufnahme des Ammoniak in die Stärkekörner erwartet werden konnte, fiel das mehrmals wiederholte Experiment stets negativ aus: was wiederum ein Licht, aber kein günstiges, auf die chemische Theorie der Färbung wirft.

Die Erklärung für das verschiedene Verhalten der wasserhaltigen und der wasserfreien Substanz ist nun zweifellos die, daß sich erstere wie eine Flüssigkeit, letztere wie ein fester Körper verhält. Der Satz: „Corpora non agunt nisi fluida" ist keineswegs der „alte Ladenhüter", als welchen Heidenhain (I, S. 199) ihn hinstellen möchte; richtig aufgefaßt[1]) stellt er eine Regel dar, die weniger Ausnahmen zeigt, als manche andere. Wenn wir dem gequollenen Kolloïd den Flüssigkeitscharakter, den es nun einmal besitzt, zuerkennen, so wird die Zahl der Fälle, in denen der „Ladenhüter" nicht gilt, ganz bedeutend herabgesetzt. Gerade meine zuletzt besprochenen Beobachtungen zeugen von der Richtigkeit des obigen Satzes: die Stärkekörner reagieren in dem einen Fall positiv, als Flüssigkeit, im andern reagieren sie nicht, als feste Körper.

Beiläufig sei bemerkt, daß die Aluminium-, Wismut- u. a. Verbindungen, mit welchen Heidenhain als mit festen Körpern experimentierte, zweifellos kolloïdalen Charakters sind, wenn auch nicht im gleichen Maße wie Stärkekörner. Die Färbung, welche Bolus mit Methylenblau eingeht, erscheint unter dem Mikroskop sehr eigenartig. Die im übrigen farblosen Kügelchen sind an ihrer Oberfläche mit vereinzelten, winzigen blauen Flecken betupft. Ich möchte die Erscheinung so deuten, daß die Boluskügelchen an gewissen Stellen ihrer Oberfläche etwas Wasser aufnehmen, damit eine Art von kolloïdaler Lösung bilden (eine meßbare Volumenänderung, wie bei Stärke, Inulinsphäriten, Holzzellen, Eiweißkristalloïden etc. findet nicht statt), und daß diese Partikelchen kolloïdaler Lösung den Farbstoff aufzunehmen befähigt sind. Auch die anderen Versuchsobjekte Heidenhain's: Zinkoxyd, Magnesia usta und basisches Wismutnitrat sind sicherlich mehr kolloïdaler als kristallinischer Natur.

Vom Standpunkt derjenigen chemischen Färbungstheorie, die in dem Färbungsvorgang eine Analogie mit der Salzbildung erblickt, sind die zuletzt berichteten Ergebnisse bez. der Stärkekörner kaum verständlich. Aber schon die obige Gruppierung der Farbstoffe in die drei Kategorien führt rein chemisch betrachtet zu keiner brauchbaren Erklärung. Wir können doch kaum annehmen, daß die Stärkemolekel für die eine Reihe von Farbstoffen gar keine oder eine bis wenige Affinitäten, für

[1]) Nach dem heutigen Standpunkte der Chemie könnten wir vielleicht besser sagen: „Corpora nimis lente agunt nisi fluida". Dann hätten wir, wie das nur naturgemäß ist, wasserhaltige Kolloïde zu den Flüssigkeiten zu rechnen, und hätten in gewissen Fällen das „nimis lente" mit „unendlich langsam" zu übersetzen. Das Wasser aber würde katalytisch, die Reaktion beschleunigend wirken.

andere eine etwas größere, für wieder andere eine besonders große Zahl von Affinitäten frei habe; da der Grad der Färbbarkeit sehr mannigfaltig abgestuft ist, müßte auch eine sehr wechselnde Zahl von Affinitäten gefordert werden. Die Pikrinsäure gehört zu denjenigen Stoffen innerhalb der zweiten Gruppe, die schon verhältnismäßig rasch und intensiv aufgenommen werden: nach ihrem Verhalten zu basischen Farbstoffen müßte die Stärke Säurecharakter haben, dann kann sie aber kein Pikrat bilden. Dagegen besteht eine unverkennbare Übereinstimmung gegenüber den Erscheinungen der Lösung; es sind eben, wie in anderen Lösungsmitteln, so auch in den Stärkekörnern, die einen Körper stark, die andern wenig bis gar nicht löslich: eine durchgehende Beziehung zu dem sauren oder basischen Charakter der Farbstoffe besteht nicht.

Anfügen möchte ich hier, daß Stärkekörner auch ein Lösungsmittel für andere Substanzen, als gerade für Farbstoffe, sind, oder, wie man es gewöhnlich ausdrückt, daß sie für solche „permeabel“ sind: als solche Stoffe sind mir bekannt: Chlornatrium, Chlorkalium, Chlorcalcium, Jodkalium, Quecksilberchlorid, Jodkalium-Quecksilberjodid, Silbernitrat, Eisenchlorid, Kobaltchlorür, Kaliumbichromat, die kaustischen Alkalien einschl. des Ammoniak, Chromsäure, Schwefel-, Salpeter- und Salzsäure, von Kohlenstoffverbindungen außer der erwähnten Essigsäure (und wohl einer größeren Zahl ähnlicher Säuren) noch Glycerin, Chloralhydrat und Tannin. Soll denn z. B. das Chlornatrium mit Stärke eine chemische Verbindung eingehen, wenn es in ein Amylumkorn eindringt?

Eine elektive Färbung, eine Auswahl der Farbstoffe nach ihren basischen oder sauren Eigenschaften kommt also den Stärkekörnern nicht zu (womit nicht gesagt sein soll, daß hinter den Erscheinungen nicht doch eine noch verborgene, aber natürliche und im Charakter der fraglichen Stoffe enthaltene Ursächlichkeit stehe), meines Wissens auch nicht der Cellulose oder der verholzten Zellwand; warum z. B. die reineren Modifikationen der Cellulose eine Vorliebe gerade für Kongorot haben und andere Farbstoffe wenig bis gar nicht aufnehmen, das ist z. Z. noch eine offene Frage; mit Säure und Basis hat die Erscheinung schwerlich etwas zu tun. Cellulose wie Stärke werden als sehr schwache Säuren angesehen; aus diesem gemeinsamen Charakter heraus ist es kaum verständlich, warum sich beide gegen Kongorot so durchaus gegensätzlich verhalten, denn wir sahen oben, daß dasselbe von Amylumkörnern so gut wie gar nicht angenommen wird.

Sichtlich ist die Beziehung zwischen den Nukleïnverbindungen und den spezifischen Kernfarbstoffen, schon undeutlicher wird dieselbe aber bezüglich der übrigen Eiweißkörper. Die Meinung Heidenhains, daß letztere, als sowohl basische wie saure Gruppen enthaltend, sowohl mit sauren als mit basischen Farbstoffen sich verbinden könnten, und daß sie durch ihre hohe chemische Aktivität dazu besonders befähigt seien, ist zweifellos

berechtigt. Aber eines bleibt doch unerklärt: Warum speichern die Eiweißkörper der Zelle nicht auch Farbstoffe zur Zeit ihrer lebhaftesten Aktivität, d. h. im lebenden Zustand? Gerade dieser Punkt weist uns wieder auf das Lösungsproblem. Nach den bekannten Versuchen Pfeffer's besteht eine gewisse Lösungsfähigkeit (oder Permeabilität) des lebenden Protoplasmaschlauches für bestimmte Anilinfarben: dieselbe ist aber so gering, daß es zu einer sichtbaren Ansammlung von Farbstoff im Protoplasma[1]) nicht kommt. Erst im Augenblick des Todes wird seine Lösungsfähigkeit für Farbstoffe sowohl wie für lösliche Salze erheblich gesteigert; die Wirkung davon sehen wir einerseits darin, daß das tote Eiweiß sich mit Farbstoff anreichert, andererseits in der Tatsache, daß die abgestorbene Zelle nicht mehr plasmolysierbar ist.

An dieser Stelle sei mir ein kurzer Ausblick in ein weiteres Gebiet gestattet, das mit meiner Überschrift in keinem engeren Zusammenhang steht, wohl aber mit den soeben berührten Tatsachen. Der hier betonte Unterschied zwischen totem und lebendem Protoplasma ist sowohl bezüglich der Farbstoffspeicherung als bezüglich der Plasmolysierbarkeit sicherlich die auffallendste Veränderung, die an der Zelle durch den Tod herbeigeführt wird. Wenn uns auch der tiefere Einblick noch fehlt, so ist es zweifellos eine chemisch-physikalische Zustandsänderung, die mit dem lebenden Zellinhalt vorgeht, grundverschieden und in nichts vergleichbar mit der Veränderung, der die bekannte „im Mörser zerstampfte Taschenuhr“ unterliegt. Der Vergleich zwischen Uhrwerk und Protoplasma ist aber die wichtigste Stütze des Neovitalismus!

Auf eine weitere Ausführung dieses Themas verzichte ich an dieser Stelle; auch auf die Natur der angedeuteten Zustandsänderung will ich hier nicht näher eingehen, und kehre zur Färbungsfrage zurück. Meine Meinung von der chemischen Färbungstheorie ist kurz die, daß sie bezüglich der Eiweißkörper teilweise, vielleicht zum größten Teil berechtigt ist, daß aber doch noch Schwierigkeiten zu überwinden sind, und daß es Tatsachen gibt, die weit stärker zugunsten der Lösungstheorie sprechen; zumal für Stärkekörner, Zellhäute u. dgl. scheint mir die letztere die weitaus wahrscheinlichste zu sein.

Ganz anders stehe ich der Adhäsionstheorie gegenüber; abgesehen von einzelnen Fällen der praktischen Färberei, die mir aus eigener Anschauung nicht bekannt sind, und die vielleicht auf Adhäsion beruhen, kann ich derselben keine Berechtigung zusprechen. Es mag Färbungen geben, die als Niederschlag sich der Faser anheften; sofern die Faser aber für die Komponenten des Farbniederschlages permeabel ist (wie zahlreiche Substanzen für Gerbstoff und Eisensalz), kann auch ein Niederschlag

[1]) Ich möchte dem Vorwurf begegnen, als ob ich Protoplasma und Eiweiß bedingungslos identifizieren wollte: ich bin mir des Unterschiedes wohl bewußt, halte ihn aber für obige Betrachtungen für belanglos.

in der Substanz der Faser entstehen, so gut wie ein solcher sich bildet, wenn man z. B. in ein zum Teil mit erstarrter Gelatinelösung gefülltes U-Rohr von der einen Seite Kupfervitriol-, von der andern Blutlaugensalz-Lösung einbringt. Es brauchen also nicht alle Färbungen, die als Niederschlag entstehen, Adhäsions-Färbungen zu sein. Bezüglich aller mir bekannt gewordenen mikrotechnischen Färbungen kommt aber die Adhäsions-Theorie überhaupt nicht in Betracht. Der erste und Hauptgrund dafür ist der, daß dieselbe von einer unhaltbaren Voraussetzung ausgeht: von der Micellar- oder Schwammstruktur der organischen Substanz.

Die Lehre von den Micellen gehört nicht zu jenen wissenschaftlichen Theorien, die sich mit unwiderstehlicher Gewalt einem jeden aufdrängen müssen, der ein bestimmtes Wissensgebiet zusammenfassend überschaut. Sie ist geistreich ausgedacht, ausgedacht zu dem Zwecke, die wenigen damals bekannten Erscheinungen bezüglich einiger kolloïdaler Substanzen zu erklären: diesem Zwecke mag sie auch zu ihrer Zeit vollauf genügt haben, heut genügt sie nicht mehr, da die Zahl der untersuchten Kolloïde und der an ihnen gemachten Beobachtungen eine so sehr viel größere ist, als damals. In keiner Schrift eines neueren Physiko-Chemikers bin ich in irgend einem Zusammenhang dem Namen Nägeli oder dem Wort Micell begegnet; also man sieht, es geht auch ohne das.

Sehr bequem ist ja die Micellar-Hypothese insofern, als noch niemals irgend jemand ein Micell gesehen hat, man also diesen vortrefflichen kleinen Dingerchen so viele und so merkwürdige Eigenschaften andichten kann, als man irgend will. Hierfür ein Beispiel:

Ein gequollenes Kolloïd tritt in Wechselwirkung mit einer wäßrigen (Salz-, Farbstoff- etc.) Lösung: der Erfolg ist, daß in dem einen Fall innerhalb des Kolloïdes eine höhere, im andern Fall eine geringere Konzentration der gelösten Substanz zutage tritt, als in dem Lösungsmittel verbleibt. Das erklärt sich nun ungeheuer einfach. Nägeli selbst hat es gesagt, daß ein Teil des aufgenommenen Wassers dichter an die Micelle selbst gebunden wird, ein anderer Teil frei bleibt und nur kapillar angesogen wird. Das erstere Wasser hat seine Lösungsfähigkeit eingebüßt, nur das letztere hat dieselbe bewahrt, es muß also der betreffende Stoff in der Kolloïdsubstanz in geringerer Konzentration vorhanden sein als in der umgebenden Flüssigkeit. Und ist das Umgekehrte der Fall, dann werden eben ganz einfach die Molekel der gelösten Substanz von den Micellen durch eine Art von Adhäsion angezogen und festgehalten, wie z. B. viele Farbstoff-Molekel. Ist aber die Verteilung der gelösten Substanz zwischen Kolloïd und Wasser gleich oder annähernd gleich, dann wirken wohl beide Faktoren so zusammen, daß sie sich gegenseitig die Wage halten. Das geht alles ganz vortrefflich, man muß nur an dieses System von übereinander gebauten

Hypothesen glauben, und vor den Widersprüchen die Augen zudrücken können[1]).

Die Micellar-Hypothese war zu ihrer Zeit bestimmt, erstens die Doppelbrechung zu erklären; von dieser war bereits oben die Rede (S. 413, Z. 10), ich brauche nicht noch einmal darauf zurückzukommen. Zweitens sollte die Hypothese über die Schwierigkeit hinweghelfen, die darin lag, daß eine Substanz von der Molekularformel $C_6 H_{10} O_5$ nicht die Quellungs- und andere Eigenschaften der Stärke haben könnte. Das war ein durchaus richtiger Gedanke, daß die letzten Einheiten der Amylumsubstanz (Nägeli's „Stärkeatome") viele Male größer sein müßten, als obiger Formel entspricht. Es ist längst allgemein anerkannt, daß wir dieselbe mit einer nicht zu kleinen Unbekannten zu multiplizieren haben, um zu der richtigen Molekularformel des Amylum zu gelangen. Dazu bedarf es aber keiner kristallinischen Micelle mit Adhäsions- und Imbibitionswasser.

Auf dem Luftschloß der Micellar-Hypothese ist nun aber die weitere Hypothese erst aufgebaut, nach welcher die Oberflächen der kristallinischen Micelle den Farbstoff „adsorbieren" sollen. Die Adsorption ist aber selbst noch ein wenig geklärter Begriff; zuerst hat man damit die Verdichtung von Gasen auf der Oberfläche poröser oder fein verteilter Körper bezeichnet, wie z. B. die Verdichtung von Kohlensäuregas mittels Holzkohle. Die Analogie mit dem Färbevorgang ist eine recht künstliche, ja in einem sehr wichtigen Punkt besteht völlige Gegensätzlichkeit:

Feuchte Holzkohle adsorbiert (zit. nach Nernst, IIa, S. 171) beträchtlich weniger Kohlensäuregas, als trockene; Wasserbedeckung der Oberflächen hindert die Adsorption. Von der Farbstoffaufnahme der Stärkekörner, Bakterien- und Hefenzellen (einschließlich deren Inhaltskörper) und vermutlich dementsprechend von der Mehrzahl aller Zellen und Zellinhalte gilt, wie wir oben (S. 419) gesehen haben, das vollkommene Gegenteil, die Färbung kommt ohne Wasser gar nicht zustande! Schon aus diesem Grunde scheint es doch sehr gewagt, beide Vorgänge in den gleichen Begriff einzuordnen.

Die Adsorption im ursprünglichen Sinne ist eine Verdichtung; der Begriff würde demnach von unseren drei Farbstoffgruppen (s. S. 415) höchstens auf die dritte passen, nicht auf diejenigen Stoffe, die in geringerer Konzentration aufgenommen werden, als sie in der umgebenden Flüssigkeit dargeboten sind. Aus diesem und dem vorher angeführten Grunde kann es nur zu

---

[1]) Hier ist vielleicht ein Zitat aus Nernst (I. S. 139) angebracht, der es für das Grundprinzip der Naturwissenschaft erklärt: „niemals mit einem größeren Aufwand von Hypothesen zu operieren, als unbedingt für den vorliegenden Zweck erforderlich". Ich habe schon früher (II. S. 226—233) dargelegt, wie viele Hilfshypothesen die Micellarhypothese notwendig macht.

Begriffsverwirrung führen, wenn man die Farbstoffspeicherung als Adsorption bezeichnet.

Nach der Adsorptions-Hypothese sollen es die Flächen der kristallinischen Micelle sein, welche die Farbstoffmolekel an sich reißen. Hierzu fehlt es aber wiederum an jeglicher Analogie, denn Kristallflächen speichern Farbstoffe nicht. Echte Kristalle sollen ja aber die Micelle sein. Man hat wohl auch einige echte Kristalle zu färben vermocht, dann war es aber stets eine Färbung in der Substanz, keine Anfärbung der Flächen (vgl. u. S. 429).

Darum ist es ein Notbehelf, wenn man auf die Farbstoffniederschläge an den Wandungen von Glasgefäßen als Anologon hinweist. Das Glas ist im Gegensatz zu den Micellen eine amorphe Substanz, nach der neueren Auffassung der physikalischen Chemie sogar eigentlich nicht einmal ein fester Körper (zufolge Tammann, zit. nach Nernst, II 6, S. 100), sondern eine Flüssigkeit mit so starker innerer Reibung, daß das Bild eines festen Körpers vorgetäuscht wird. Das Glas ist aber spurenweise in Wasser löslich, seiner ganzen Natur nach kann es nur eine kolloïdale Lösung bilden[1]), und diese wird auf Farbstoffe nach den Gesetzen der Lösungsverteilung einwirken. Adhäsionskräfte müßten doch wohl momentan sich äußern, die Anfärbung der Glasflächen geschieht aber nur sehr allmählich, weit langsamer, als unter Anrechnung der Diffusion, die ja natürlich innerhalb der Farblösung stattfinden muß, nötig wäre. Daß gerade aus verdünnten Farblösungen sich die Glasgefäße weit stärker anfärben als aus konzentrierteren, erklärt sich weder aus der Adsorption noch aus der Lösungsverteilung; beide folgen (wenigstens annähernd) der gleichen Gesetzmäßigkeit, gegen welche die genannte Beobachtung einen scheinbaren Widerspruch enthält, der noch der Lösung harrt.

Die Anfärbung von Glaswänden bezw. Glaspulver fügt sich aber keinesfalls der chemischen Färbetheorie, denn in der Glassubstanz überwiegt zweifellos die Alkalität der metallischen Bestandteile die schwache Acidität der Kieselsäure ganz bedeutend, und trotzdem werden gerade die basischen Farbstoffe, besonders das Fuchsin, am ausgiebigsten gespeichert.

Die Adsorptions-Hypothese hat in Alfred Fischer (I) einen sehr warmen Verteidiger gefunden; irgend welchen überzeugenden Beweis dafür sucht man aber in seinem (in vielen Hinsichten vortrefflichen) Buche vergebens. Von den anderen möglichen Erklärungen des Färbungsvorganges beschäftigt sich Fischer fast nur mit der chemischen Theorie, gegen welche allerdings schwerwiegende Gründe vorgebracht werden; da ich in diesen Punkten mit ihm größtenteils (aber auch hier nicht in allen Punkten) einverstanden bin, will ich hier kurz darüber

[1]) Nur aus der Erinnerung kann ich leider eine Notiz wiedergeben, wonach bei hohem Druck und hoher Temperatur Glas und Wasser miteinander eine gummiartige, tropfbare Flüssigkeit bilden.

hinweggehen. Nicht billigen kann ich aber die kurze Art, mit welcher Fischer über die Lösungstheorie hinweggeht.

Bezüglich dieser und der Adsorption ist sein Hauptgewährsmann von Georgiewics, ein Herr, der doch wohl wissenschaftlich nicht ganz ernst genommen werden kann. Man lese folgendes: „Das Zustandekommen und Verhalten der Färbungen ist verschieden von dem der Lösungen. Die meisten Färbungen gehen nur bei Kochhitze gut von statten. . . .“ Da jeder Anfänger in der Chemie weiß, daß auch viele Lösungen nur bei Kochhitze gut von statten gehen, so dürfen wir diesen Einwand wohl als erledigt betrachten. Seine quantitativ-vergleichenden Untersuchungen hat Georgiewics nur kolorimetrisch angestellt, eine Methode, über deren Exaktheit die Meinungen sehr geteilt sind: vgl. z. B. Binz und Schroeter, II, S. 3013. Und wenn der Verteilungsfaktor nicht mit dem Gesetz von der Verteilung zwischen zwei Lösungsmitteln übereinstimmt, so stehen doch die Berechnungen auch nicht in Einklang mit dem Henryschen Gesetz von der Adsorption: vgl. G. C. Schmidt, I, S. 60; v. G. hätte also zugleich mit der, die er bekämpft, die eigene Anschauung widerlegt. Ich halte es zur Zeit noch für untunlich, aus quantitativen Zahlangaben eine endgiltige Entscheidung herleiten zu wollen; erst müßten wir alle Modalitäten kennen, unter welchen sich das Verteilungsgesetz äußern kann. Gerade bezüglich der Lösungsverteilung zwischen einem Kolloïd und einer Wassermenge wissen wir jedoch noch herzlich wenig.

Hier ist eine recht große Zahl von Untersuchungen, die in möglichst weitgehender Weise abzuändern, unter recht verschiedenartigen Bedingungen anzustellen wären, dringend erwünscht, namentlich wegen der hochinteressanten Beziehung zu allerhand physiologischen Vorgängen des Stoffaustausches. Die Verhältnisse in der lebenden Zelle sind ganz besonders komplizierter Art, die Grundlage ist aber stets die, daß teils zähflüssige Kolloïde, teils wässerige Lösungen, aber auch Öltropfen und Ähnliches miteinander in Wechselwirkung stehen, und zwar als Flüssigkeiten, nicht als Aggregate von Kristallen.

Ich berühre diese Frage nur im Vorübergehen und kehre noch einmal zu den a. a. O. von Alfred Fischer vertretenen Anschauungen zurück. Daß die Fixierung, wie sie in der Mikrotechnik ausgeübt wird, eine Ausfällung ist, wird wohl kaum jemand bestreiten. Aber ein Übergehen in den festen Zustand bewirkt sie nicht: die fixierten Zellbestandteile sind nach wie vor dem Fixierungsverfahren kolloïdale Körper, nur innerhalb und unbeschadet dieser Eigenschaft haben sie eine gewisse Veränderung erlitten. Sie sind weniger löslich, weniger zur Quellung und zur Schrumpfung befähigt als vorher, aber kolloïdale Natur haben sie immer noch, und wirken gegenüber den Farbstoffen als Kolloïde.

Wenn aber Fischer weiter behauptet, eine vorhergegangene Fixierung sei unumgänglich notwendig für den Färbeprozeß, so ist das objektiv unrichtig. Schon deswegen, weil Objekte wie

Stärkekörner, Zellwände, besonders die verholzten, ferner Fetttröpfchen und viele andere Objekte ohne jede Vorbehandlung sich intensiv färben; der Fixierung sind die genannten Objekte überhaupt nicht zugänglich. Um mir auch hinsichtlich des lebenden Zellinhaltes ein Urteil zu bilden, habe ich frische Fäden von *Cladophora* langsam an der Luft, ohne künstliche Erwärmung, auf Glas antrocknen lassen, wobei sie (ich bemerke das, weil es für den Färbevorgang von Wichtigkeit ist) abstarben, wie zu erwarten war. Mit einer Fixierung nach den Regeln der Kunst hatte dieses Verfahren nicht die mindeste Ähnlichkeit. Als ich nun aber meine Objekte in verdünnte Farblösungen brachte, trat eine sehr starke Farbstoffspeicherung im geschrumpften Protoplasma ein — ein handgreiflicher Beweis, daß die Fixage nicht allein die Fähigkeit zur Tinktion hervorruft. Tatsache ist, daß erst das tote Protoplasma sich färbt, und daß gewisse Feinheiten der Färbung und gewisse Tinktions-Methoden eine kunstgerechte Fixierung, zuweilen nach ganz bestimmter Vorschrift zur Voraussetzung haben. Da aber jede Fixierung eine Tötung ist, so wird allerdings ein vorher lebendes und darum nicht färbbares Protoplasma sich nach der Fixierung mit Farbstoff anreichern.

Ist nun aber die Fixierung wirklich ein Vorgang, der die Färbung begünstigt, und bewirkt sie andrerseits eine Ausfällung, so kommen wir wieder einmal zu einem jener zahllosen Widersprüche der Tatsachen gegen die Lehre von den Micellen. Unter Ausfällung könnten wir, unter dem Bann dieser Lehre, doch nichts anderes verstehen, als Vereinigung vieler kleiner Micelle zu wenigen großen. Da lehrt uns denn die Mathematik, daß ein solcher Vorgang zu einer bedeutenden Verringerung der freien Oberflächen führen müßte. Wäre die Farbstoffspeicherung eine Oberflächenwirkung, so müßte die Fixierung also das strikte Gegenteil von dem bewirken, was sie bewirken soll: nicht eine Steigerung, sondern eine Herabsetzung der Tinktionsfähigkeit.

Die Anschauungen, die Fischer a. a. O., S. 158 u. ff., bezüglich der „Verstopfung der Micellar-Interstitien“ durch die nicht ausgewaschenen Fixierungsmittel entwickelt, sind doch etwas zu grob-mechanisch, und, weil ganz auf dem Kartenhaus der Micellar-Hypothese fußend, wenig plausibel; dazu gibt aber Fischer selbst den Gegenbeweis, wenn er S. 160 schreibt: „Fast indifferent ist . . . . . auch die Pikrinsäure, obgleich die Granula deutlich gelb aussahen“. Dann war also doch Pikrinsäure „adsorbiert“, die Micelle auf ihren Oberflächen mit Pikrinsäure-Molekeln gerade so gut überzogen, die Micellar-Interstitien gerade so gut mit Pikrinsäure „vollgestopft“, wie in andern Fällen mit Sublimat, Tannin o. a. Darin liegt doch ein Hinweis darauf, daß die Ursache anderswo zu suchen ist, als in mechanischer Verstopfung.

Fast alle die Tatsachen, die gegen die Micellar-Hypothese sprechen, widerlegen auch die Ansicht, die in einem schwammig-porösen Aufbau der Kolloïde die Ursache des besonderen Ver-

haltens dieser Körperklasse sieht. Dazu kommt, daß ein poröser und glasig-spröder Körper unmöglich durch bloße Erfüllung seiner Poren mit Wasser zu einer weichgallertigen Masse werden kann: eine Zustandsänderung durch direkte Einwirkung des Wassers auf die Kolloïdsubstanz ist unumgänglich — diese Zustandsänderung ist aber eben die Quellung, und zu solcher bedarf es keiner Porosität. Geradezu vernichtend für alle die Annahmen, welche „Interstitien" voraussetzen, ist aber die Beobachtung, wonach gewisse Farbstoffe gar nicht oder erst nach Wochen oder Monaten merklich in Amylumkörner eindringen. Da diese dem Volumen nach zu weit mehr als der Hälfte aus Wasser bestehen, da ferner die Stärkemolekel, also erst recht die Micelle oder dergl., vielmal größer sein müssen bezw. müßten, als die Farbstoffmolekel, und da schließlich auch die wassererfüllten Kanälchen doch eine dementsprechende Weite haben müßten, so ist die mit Augen zu sehende völlige Fernhaltung jener Farbstoffe mit den erwähnten „Struktur"-Hypothesen absolut unvereinbar.

Das Wesen der kolloïdalen Substanzen und ihrer Farbstoffaufnahme dürfte mit Wahrscheinlichkeit auf folgendem beruhen: Die Kolloïde sind im wasserfreien Zustande den festen Körpern ähnlich, ihre Verschiedenheit von diesen tritt erst deutlich zutage bei Wasserzutritt. Das Wasser wirkt je nach der Art des Kolloïds graduell verschieden ein: in dem einen Extrem, etwa bei einer verholzten Zellwand, ist die Veränderung verhältnismäßig gering; andere Kolloïde gehen, namentlich bei Erwärmung, rasch in den Zustand der Lösung über, wie Gummi, Gelatine usw. Diese Extreme sind durch allerhand Übergänge miteinander verbunden, wie auch die Kolloïde von den Kristalliden nicht durch eine scharfe Grenze geschieden sind; dieser Übergang wird vermittelt durch Körper, wie z. B. das Inulin (vgl. o. S. 413) und den Rohrzucker, der in sehr konzentrierten Lösungen bereits Anklänge an das kolloïdale Verhalten zeigt.

Die Quellung, die Wasseraufnahme in die Substanz der Kolloïde, wird jetzt ganz allgemein für einen der Lösung analogen Vorgang angesehen. So wenig die Molekel eines in Auflösung begriffenen Salzkristalles in vorgebildete Micellar-Interstitien des Lösungsmittels eindringen oder an Oberflächen von Wasserteilchen adhärieren — ebensowenig ist bei der Quellung von Adhäsionswirkung oder von Eindringen in vorhandene Hohlräume die Rede.

Da wir gesehen haben, daß man heutzutage selbst das Glas zu den Flüssigkeiten zählt, so würde es nicht die geringste Schwierigkeit machen, auch die wasserfreien, starren Kolloïde dazu zu rechnen. Dem sei, wie ihm wolle, jedenfalls hat das wasserhaltige Kolloïd, mit welchem wir in Fragen der Färbung es ausschließlich zu tun haben, schon sehr viel mehr Eigenschaften mit den Flüssigkeiten gemeinsam. Es wird sich ja vielleicht mancher daran stoßen, eine Holzfaser, eine Steinzelle des vegetabilischen Elfenbeins oder des Pfirsich-Endokarps für

flüssig ansehen zu sollen. Vielleicht wird diese Vorstellung etwas erleichtert durch den Hinweis auf die erstaunliche Kohäsionskraft von Wasserfäden, die für den Pflanzenphysiologen ja ein hervorragendes Interesse hat wegen ihrer Anwendung auf das Problem der Wasserleitung in hohen Bäumen, wiewohl es bisher auch auf diesem Wege nicht geglückt ist, das Problem zu lösen.

Das mit Wasser gesättigte Kolloïd hat also, und zwar mit allen abgestuften Übergängen, Eigenschaften einer Flüssigkeit: einer Flüssigkeit, deren innere Reibung von Fall zu Fall und je nach Begleitumständen (Temperatur, Menge des aufgenommenen Wassers, chemische Einwirkung, wie z. B. von Alkali auf Stärkekörner) in sehr weiten Grenzen variieren kann. Wie verhalten sich nun die Kolloïde zu Farblösungen?

Man kennt zwar auch Beispiele vom Eindringen gefärbter löslicher Stoffe in echte Kristalle, wie z. B. von Joddämpfen in festes Jodkali. Die Kristallnatur der Jodkali-Würfel ist über allen Zweifel erhaben: eine Adsorption an innere Oberflächen, nach Art der hypothetischen Micellar-Oberflächen, kann hier nicht vorliegen, sonst hätte ja das Jodkalium denjenigen Bau, welcher angeblich das Wesen der Kolloïde ausmachen, und der die Ursache ihrer Quellbarkeit sein soll: folglich müßte das Jodkali ein echtes Kolloïd sein, während es in Wirklichkeit ein echtes Kristallid ist. Es bleibt also nur übrig, daß unter Umständen auch Kristalle für gewisse Stoffe diffundierbar sein können. Die Diffusion (sc. immer ein Lösungsvorgang) geht aber, und darin liegt ein wichtiger, wenngleich nur relativer Unterschied zwischen festen und flüssigen Körpern, in den ersteren vielmals langsamer vor sich als in den letzteren. Die Erscheinung der „festen Lösung" ist somit nur dem Grade nach verschieden von der flüssigen Lösung, keine von beiden ist aber eine Oberflächenwirkung, eine Adsorption.

Das Vordringen von Farblösungen in Kolloïdmassen, wie besonders im Stärkekorn, geht nun so verhältnismäßig geschwind vor (wir sahen oben, S. 417, daß große Stärkekörner in etwa 15 Sekunden durchgefärbt sind, während gleichzeitig aus den daselbst dargelegten Gründen ein Durchströmen von Kanälchen ausgeschlossen ist), daß der Vorgang ganz entschieden näher zu den flüssigen als zu den festen Lösungen zu stellen ist. Vor allem zeigt aber die sehr rasch eintretende, völlig gleichmäßige Verteilung des Farbstoffes durch die ganze Masse des Kornes (eine Gleichmäßigkeit, die auch dann stets eintritt, wenn man mit so verdünnten Lösungen arbeitet, daß die Färbung eben noch deutlich wahrgenommen werden kann), daß das Wesen des Vorganges nicht in einer Absättigung chemischer Affinitäten bestehen kann; wäre das der Fall, dann müßte der Farbstoff schon von den äußersten Stärkemolekeln bis zur Sättigung gebunden werden, und für die innere Masse des Kornes könnte nichts mehr übrig bleiben. Der gleiche Einwand ergibt sich natürlich gegen die Adsorptions-Theorie.

Ist das Kolloïd eine Flüssigkeit, so leitet sich schon daraus mit Notwendigkeit ab, daß es auch Lösungsmittel sein kann: und ist es das, so wird es auch für allerhand lösliche Stoffe seine besonderen Lösungs-Koëffizienten haben dürfen, die, mit denen des Wassers verglichen, größer, gleich groß oder kleiner sein können. Das Kolloïd wird unter Umständen auch Substanzen lösen können, die in Wasser unlöslich sind; ich erinnere an die oben erwähnte Tatsache, daß das spritlösliche Indulin von Stärkekörnern gespeichert wird (vergl. S. 416).

Handelt es sich bei dem Zustandekommen der Färbungen um einen Lösungsvorgang, so ist zu erwarten, daß (sofern nicht etwa die Molekulargewichte in den beiden Lösungsmitteln verschieden groß sind, was aber für unsere Betrachtungen nicht Geltung hat) eine Verteilung nach konstantem Faktor stattfinden müßte: Gesetz der Verteilung zwischen zwei Lösungsmitteln. Dies ist nach den bisher vorliegenden Untersuchungen allerdings meist nicht der Fall, und dieser Umstand wird gegen die Lösungstheorie ins Feld geführt, so u. a. von G. C. Schmidt (l), der sich zur Adsorption bekennt, aber gerade den Beweis erbringt, daß die für die Adsorption ermittelten Verteilungszahlen auch nicht auf Vorgänge der Färbung passen. Beiläufig möchte ich bemerken, daß, nach den vorher von mir entwickelten Anschauungen, die von Schmidt in die Untersuchung hereingezogene wässerige Kieselsäure als echtes Kolloïd doch eher lösend als adsorbierend wirken muß; für die Adsorption wäre ein einigermaßen fester Aggregatszustand und eine poröse Struktur der Kieselsäure erforderlich; diese ist aber erstens halbflüssig-gallertig, zweitens nur in der Hypothese porös. Tatsächlich entsprechen die von Schmidt für kolloïdale Kieselsäure angegebenen Resultate auch recht gut dem Gesetz von der Lösungsverteilung.

Wenn nun für die Färbungsvorgänge die Adsorptionstheorie überhaupt nicht zur Erklärung herangezogen werden kann, weil sie zu Voraussetzungen zwingt, welche von vornherein mehr als unwahrscheinlich sind, wenn andererseits, wie oben für eine Anzahl von einzelnen Punkten gezeigt wurde, die chemische Theorie nicht überall ausreicht und auch die Lösungstheorie zu Widersprüchen führt, so können wir vielleicht auf den richtigen Weg zur Deutung der Tatsachen gelangen, wenn wir die letzteren beiden Anschauungen zu vereinigen suchen.

Jedem Lösungsvorgang liegen sicherlich chemische Beziehungen zwischen Lösungsmittel und gelöster Substanz zugrunde. Wenn wir auch von der vollen Erkenntnis hier noch weit entfernt sind, so darf man doch so viel mit Gewißheit sagen: ein gesetzmäßiger ursächlicher Zusammenhang ist da, „Zufälligkeiten“ sind die tausenderlei Löslichkeitsverhältnisse nicht, vielmehr in der Natur der jeweils beteiligten Substanzen unabänderlich gegeben.

Nun ist die Zahl der bekannten Farbstoffe ungeheuer groß, und auch innerhalb der zur Farbstoffaufnahme befähigten Substanzen herrscht eine nicht geringe Mannigfaltigkeit: die zahl-

losen verschiedenen Eiweißkörper mit ihren Derivaten, unter denen die Substanzen der Wolle und der Seide aus praktischen Gründen besonders interessieren; die verschiedensten Modifikationen der Cellulose; Stärkekörner und andere Bestandteile des Zellinhaltes[1]); anorganische Kolloïde — fast möchte man es ein Wunder nennen, wenn sich alle diese Beziehungen nur aus einem Gesichtspunkte heraus erklären sollten. Es wird also recht wohl möglich sein, einen Teil der Färbungsvorgänge mehr als Lösung, einen andern Teil mehr als Verbindung aufzufassen; ja, wir haben wohl überall zunächst einen Lösungsvorgang vor uns, der in einer Reihe von Fällen durch chemische Verwandtschaft zu einer sehr intensiven Speicherung gesteigert werden kann. Durch solche Annahme einer Mitwirkung chemischer Anziehungskräfte könnte es sehr wohl verständlich werden, daß der Verteilungsfaktor nach vorliegenden Beobachtungen häufig nicht konstant ist, sondern bei schwächeren Konzentrationen verhältnismäßig zu groß erscheint. Ein gewisses Streben nach chemischer Sättigung müßte eben die Verteilung des Farbstoffes zwischen Wasser und Kolloïd zu gunsten des letzteren verschieben, und zwar um so mehr, je weniger Farbstoff zur Verfügung steht, d. h. je verdünnter die Farblösung ist.

Die chemische Anziehung kann aber auch selbst wiederum ihrem Grade und ihrer Art nach verschieden sein, worauf in neuerer Zeit Binz und Schroeter (I, II) hingewiesen haben. Ihre Untersuchungen machen wahrscheinlich, daß in manchen Fällen zwischen Wolle bezw. Seide und Farbstoff tatsächlich eine Bindung wie zwischen Säure und Basis eintritt (wie auch Heidenhain a. a. O. aus seinen Reagenzglasversuchen mit Eiweißkörpern und Anilinfarben schließt); andere von Binz und Schroeter untersuchte Färbungen haben aber diesen Charakter nicht und ähneln mehr der Bildung eines Kondensationsproduktes zwischen der Substanz der Faser und dem Farbkörper, also mehr der Ester- als der Salzbildung.

Ist also für eine Reihe von Fällen die chemische Auffassung gerechtfertigt, so tritt doch wieder in einer Anzahl von Tatsachen das Prinzip der Lösungsverteilung mehr in den Vordergrund; so namentlich darin, daß selbst bei intensiver Anreicherung aus sehr verdünnter Lösung doch immer ein recht merklicher Teil des Farbstoffes in Wasser gelöst bleibt. Die allmählich abgestufte Fähigkeit der verschiedenen Farbstoffe, die Stärkekörner zu tingieren, spricht ebenfalls mehr für Lösungserscheinungen als für eine chemische Bindung. Auch möchte ich in diesem Zusammenhange nochmals an die Beobachtungen erinnern, nach welchen die Amylumkörner, trotz ihrer Vorliebe für basische Farbstoffe, doch Pikrinsäure und Eosin rascher aufnehmen als das basische Methylenblau.

[1]) Eine Lösungsfärbung ist ohne Frage die mikrochemische Färbung von Öltropfen mit Sudan oder anderen Fettfarbstoffen, die makroskopisch in fetten Ölen löslich sind.

Um es noch einmal kurz zusammenzufassen: Verfehlt ist vor allem die Adsorptionstheorie, und zwar von Grund aus. Verfehlt wäre es aber auch, alle die verschiedenartigen Färbungserscheinungen nur aus einem Gesichtspunkt erklären zu wollen, sie alle als Lösungsvorgänge oder alle als chemische Reaktionen zu bezeichnen. Vielmehr bilden sie alle Übergänge von dem einen zu dem andern; der Farbstoff wird von dem zu färbenden Kolloïd in Lösung aufgenommen oder nicht; je nach der chemischen Natur beider kann in den Fällen der ersteren Art dann auch eine chemische Vereinigung eintreten. Zumal der Umstand, daß auch Neutralsalze in Stärkekörner eindringen, lehrt uns, daß Stoffe irgend welcher Art, also auch Farbstoffe nicht notwendig chemisch gebunden sein müssen, um in die Substanz der Amylumkörner Aufnahme zu finden; auch die sehr geringe chemische Aktivität der Stärkesubstanz gibt zu denken. Zum Schluß sei nochmals auf die färberischen Beobachtungen von Alfred Fischer hingewiesen, die für die untersuchten Fälle eine rein chemische Erklärung wenigstens teilweise ausschließen und auf eine mehr physikalische Auffassung — aber Lösung, nicht Adsorption! — hinweisen.

Die bekannte „Reaktion“ der Stärke auf Jod wird jetzt wohl allgemein als Lösung aufgefaßt; sie ist vom Verhalten der Amylumkörner zu Anilinfarben höchstens dem Grade nach verschieden.

## Literatur.

Binz, A. und Schroeter, G.: I. Über den Prozeß des Färbens. (Berichte der Deutsch. Chem. Gesellsch. **35**. 1902. S. 4225.)

— —: II. (ebenda. **36**. 1903. S. 3008).

Czapek, F.: Biochemie der Pflanzen. **1**. Jena 1904.

Fischer, Alfred: I. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Fischer, Hugo: I. Über Inulin, sein Verhalten außerhalb und innerhalb der Pflanze, nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner. (Ferd. Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pfl. Breslau **8**. 1898. Heft. 1.)

— —: II. Über Stärke und Inulin. (Beihefte z. Botan. Zentralbl. Jena **12**. 1902. Heft. 2.)

Georgiewics, G. von: Über das Wesen des Färbungsprozesses. (Sitzungsber. d. Math.-phys. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu Wien. **103**. Abt. IIb. 1894. S. 589.)

Heidenhain, M.: I. Über chemische Umsetzungen zwischen Eiweißkörpern und Anilinfarben. (Pflüg. Archiv f. d. ges. Physiol. **90**. 1902. S. 115.)

Meyer, Arthur: I. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

Nernst, W.: I. Verteilung eines Stoffes zwischen zwei Lösungsmitteln und zwischen Lösungsmittel und Dampfraum. (Zeitschr. f. physik. Chem. **8**. 1891. S. 110.)

— —: II. Theoretische Chemie. a. 2. Aufl. Stuttgart 1898. b. 4. Aufl. 1903.

Schmidt, G. C.: I. Über Adsorption. (Z. f. physik. Chem. **15**. 1894. S. 56.)

Tammann, G.: I. Schmelzen und Kristallisieren. Leipzig 1903.

# Das Blühen von Silene Otites (L.).

Von

**Aug. Schulz.**

*Silene Otites* ist in Mitteldeutschland diöcisch.

An unbeschatteten Örtlichkeiten[1]) verhalten sich in den Monaten Juni, Juli und August bei heiterer, warmer Witterung die meisten[2]) männlichen Blüten dieser Art folgendermaßen: Am Vormittage des ersten Blühtages, meist erst nach 10 bis 11 Uhr, beginnen die fünf episepalen Staubgefäße[3]) sich aus dem Kelche[4]), der sich in der Regel kurz vorher geöffnet hat, hervorzustrecken. Zu dieser Zeit liegen die — introrsen — Antheren dieser Staubgefäße, welche nebst den ihnen dicht anliegenden Enden der Kronblätter den vorderen Teil des geschlossenen Kelches erfüllen, fest aneinander.[5]) Die unteren

---

[1]) Ich habe *Silene Otites* vorzüglich in der Umgebung des Gestütes bei Halle-Cröllwitz untersucht.

[2]) Vergl. hierzu S. 440.

[3]) Die Staubgefäße entspringen auf dem oberen Rande einer ungefähr kurzellipsoidischen Kupula, und zwar die epipetalen ein wenig außerhalb der episepalen. Außerhalb der Staubgefäße, an der Peripherie des oberen Randes der Kupula, entspringen die Kronblätter, deren Basen an der Kupula hinablaufen. Die Kupula liegt entweder nur mit ihrer dicksten Partie oder weiter dem Kelche an, während ihr kurzer, zylindrischer oder nach unten konisch verjüngter Träger gewöhnlich etwas vom Kelche absteht.

[4]) Der meist $3\frac{1}{3}$—$4\frac{1}{2}$ mm lange — selten etwas längere — Kelch besitzt eine ungefähr kegelförmige Gestalt; er ist oben dicht unterhalb der Ansatzstellen seiner kurzen Zähne eine Strecke weit etwas verengt und unten entweder gestutzt oder ein wenig um den Stiel herum vorgestülpt. Seine Außenseite ist graugrün oder gelblichgraugrün gefärbt.

[5]) Gewöhnlich liegen vier Antheren mit ihren nach innen konvergierenden Seitenflanken — und zwar zwei mit je einer, zwei mit beiden Flanken — aneinander, während die fünfte zwischen die anderen so eingeschoben ist, daß sie den Zwischenraum zwischen ihnen ausfüllt und mit einer ihrer Seitenflanken an der Peripherie der Antherenmasse liegt. Seltener liegen nur drei Antheren mit ihren Seitenflanken aneinander, während die beiden anderen Antheren zwischen sie gelagert sind. Noch seltener liegen alle fünf Antheren mit ihren nach innen konvergierenden Seitenflanken aneinander.

Die mit ihren Seitenflanken aneinanderliegenden Antheren sind im Umrisse ungefähr rechteckig und im Querschnitte ungefähr dreieckig. Die zwischen die anderen Antheren eingeschobenen Antheren sind mehr oder

Teile der Filamente dieser Staubgefäße sind jetzt durch die ihnen außen fest anliegenden, mit ihren oberen Enden entweder auf den Basen der episepalen Antheren aufliegenden oder — häufiger — an diese von unten her fest anstoßenden epipetalen Antheren soweit nach innen gedrängt wie der zwischen ihnen befindliche Gynäceumrest es gestattet. Die oberen, kürzeren Teile dieser Filamente sind S-förmig — und zwar unten nach innen, oben nach außen konvex — gebogen und nach außen, nach dem Kelche hin, geneigt. Meist noch bevor sich die episepalen Antheren ganz aus dem Kelche hervorgestreckt haben, seltener erst, wenn sie ganz aus ihm hervorgetreten sind, beginnen die episepalen Staubgefäße zu divergieren. Da sie in der Richtung der oberen Teile ihrer Filamente, die jetzt ihre Krümmung verlieren und gerade werden, aber ihre bisherige Neigung zu den unteren Teilen, die sich, da der Druck der epipetalen Antheren mehr und mehr geringer wird, allmählich parallel zur Längsachse der Blüte stellen, beibehalten, fortwachsen, so wird ihre Divergenz immer größer: gegen 6—7½ Uhr nachmittags, zur Zeit des Aufspringens der Pollensäcke der meisten ihrer Antheren, wenn ihre Filamente den Kelch meist ungefähr 3½ mm überragen, liegen ihre Spitzen in der Peripherie eines Kreises, dessen Durchmesser meist eine Länge von 3—4 mm besitzt. Die den Kelch überragenden Partien ihrer Filamente sind jetzt gerade. Die im Kelche eingeschlossenen Partien sind gerade oder schwach nach innen konvex gekrümmt; sie stehen parallel zur Längsachse der Blüte und einander so nahe, daß zwischen je zwei benachbarten nur ein sehr enger Spalt bleibt.[1]) Beide Partien sind ungefähr in der Höhe der Kelchmündung durch eine bogig gekrümmte Partie miteinander verbunden. Wenn sich die episepalen Antheren aus dem Kelche hervorzustrecken

---

weniger flach und nicht selten recht unregelmäßig verdrückt. Die manchmal gegen einander verschobenen, nicht selten ungleich großen — meist 1¼—1½ mm langen — Hälften der Antheren sind oben durch einen kurzen, unten durch einen etwas längeren Spalt voneinander getrennt. Beide Spalte sind an der Innenseite der Anthere durch eine enge Furche miteinander verbunden. Auf der Außenseite der Anthere verläuft eine Medianfurche, aus deren oberem, flacherem Abschnitte sich dicht oberhalb der Antherenmitte eine stärkere oder schwächere, halbkugelige oder halbellipsoidische Konnektivschwiele erhebt — hin und wieder fehlt jedoch dieser Abschnitt der Medianfurche, sodaß die Schwiele der flachen oder schwach gewölbten Außenseite direkt aufsitzt —, an welche von unten her das Filament, dessen Ende im unteren, tieferen Abschnitte der Medianfurche liegt, inseriert ist. Die Öffnungsspalte verlaufen bei den Antheren mit dreieckigem Querschnitte in der Mitte der Seitenflanken, bei den flachen Antheren in der Mitte der Vorderseite der Antherenhälften. Die Anthere ist bleichgelb, bleichgraugelb oder graugrün gefärbt.

[1]) Die im Kelche eingeschlossene Partie besitzt einen ungefähr halbkreisförmigen — die platte Seite ist nach innen gerichtet — oder ungefähr dreieckigen Querschnitt; die den Kelchrand überragende Partie besitzt einen ungefähr kreisförmigen Querschnitt. Sowohl die episepalen als auch die epipetalen Filamente verjüngen sich nach der Spitze hin.

beginnen, dann sind die Platten der Kronblätter[1] entweder so lang, daß sie die Antheren an der Spitze ganz und sich untereinander mehr oder weniger weit mit ihren Enden decken, oder sie sind kürzer, nicht selten so kurz, daß sie nicht ganz bis zum oberen Rande der Antherenlängsseiten reichen. Die Kronblätter beginnen entweder gleichzeitig mit den episepalen Staubgefäßen oder erst etwas später sich schneller als bisher zu verlängern. Im letzteren Falle werden sie, wenn sie zur Zeit der Kelchöffnung lang sind und die Spitzen der Antheren mehr oder weniger weit bedecken, von den fortwachsenden episepalen Staubgefäßen auseinandergedrängt. Sie fangen entweder sehr bald nach dem Beginne ihres schnelleren Wachstums an sich von den Staubgefäßen zu entfernen oder ihre Enden liegen noch eine Zeit lang den Außenseiten der Antheren an, bevor sie sich nach außen bewegen. Beim Weiterwachsen entfernt sich die den Kelch überragende Partie des Kronblattes unten immer mehr von der Längsachse der Blüte, während sie sich oben meist bedeutend einkrümmt. Wenn der untere Teil dieser Kronblattpartie senkrecht oder nur noch wenig schräg zur Längsachse der Blüte steht, ist ihr oberer Teil sehr häufig soweit eingekrümmt, daß seine Spitze entweder auf die Innenseite des Kronblattes oder auf die zugehörige epipetale Anthere aufstößt. In dieser Stellung verharrt diese Kronblattpartie während der heißesten Stunden des Nachmittags. Dann macht sie eine so bedeutende epinastische Bewegung, daß sie zuletzt ungefähr parallel mit dem Kelche steht; sie ist nun entweder schwach nach innen — d. h. vom Kelche weg — oder im unteren Teile schwach nach innen, im oberen Teile schwach nach außen — nach dem Kelch zu — konvex gekrümmt.[2] Um 6—7 Uhr pflegt sie sich in dieser Stellung zu befinden. Um diese Zeit springen, wie schon gesagt wurde, die Antheren, und zwar entweder kurz nach einander oder zum Teil gleichzeitig, auf. Die Antheren krümmen sich nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke in der Regel schneller oder langsamer in der Längsrichtung — mit nach innen gerichteter Konvexität —, und zwar entweder kreisbogig

[1]) Das Kronblatt besteht aus Nagel und Platte. Die Platte ist entweder linealisch oder sie verbreitert oder verschmälert sich nach oben hin, wo sie abgerundet oder abgestutzt ist, etwas. Sie geht unten, indem sie sich schnell verbreitert, in die Mittelpartie des Nagels über. An die Mittelpartie des Nagels ist an jeder Seite ein durchscheinender, gewöhnlich etwas gewellter Flügel angesetzt; dieser verschmälert sich ebenso wie die Mittelpartie nach der Basis hin langsam — der ganze Nagel ist keilförmig —, während er an seinem oberen Ende entweder sich schnell verschmälert oder mit geradem, zur Mediane des Nagels entweder senkrechtem oder schrägem Rande endigt. Nicht selten besitzen die beiden Flügel des Nagels ungleiche Gestalt. Die Platte ist gelblichgrauweiß oder gelblichgrüngrauweiß gefärbt. Weder in den männlichen noch in den weiblichen Blüten sind die Kronblätter miteinander durch Verzahnung verbunden, wie dies bei manchen anderen *Silene*-Arten der Fall ist.

[2]) Die den Kelch überragenden Kronblattpartien liegen mit ihren Basen fest in den Ausschnitten zwischen den Kelchzähnen.

— manchmal ungefähr halbkreisförmig — oder — häufiger — im oberen Teile stärker als im unteren, so daß sie eine hakige Gestalt erhalten. Die Wandungen der beiden inneren Pollensäcke der Anthere legen sich nach dem Aufspringen entweder ganz oder mit ihren Außenrändern aneinander. Die Wandungen der beiden äußeren Pollensäcke der Anthere bewegen sich entweder soweit gegeneinander, daß sie senkrecht oder annähernd senkrecht zu den zusammenliegenden Wandungen der inneren Pollensäcke stehen, oder sie nähern sich bedeutender, an den Enden nicht selten bis zur Berührung; im letzteren Falle pflegen die Wandungen in der Mitte der Anthere oder, bei ungleicher Längskrümmung derselben, an der Stelle der stärksten Krümmung senkrecht oder annähernd senkrecht zu den zusammenliegenden Wandungen der inneren Pollensäcke zu stehen. Das Schaltstück,[1]) welches das Filamentende mit dem Konnektive der Anthere verbindet,[2]) beginnt einige Zeit vor dem Aufspringen der Pollensäcke zu kollabieren. Während der Bewegungen der Pollensackwandungen kollabiert es vollständig und kontrahiert es sich gleichzeitig etwas. Durch die Kontraktion des Schaltstückes wird die Anthere, die durch das Kollabieren des Schaltstückes einen hohen Grad von Beweglichkeit erhält, in eine zum Filamente schräge oder sogar senkrechte Lage bewegt und gleichzeitig der Spitze des Filamentes genähert; sie pflegt nun die Filamentspitze in Form einer Kapuzé zu bedecken. Später, beim Vertrocknen, krümmt sich die Anthere nicht selten ein wenig spiralig.

Nach dem Aufspringen der Pollensäcke verlängern sich die Filamente noch etwas, zuerst langsamer, am folgenden Tage schneller. Hierbei bewegen sich die den Kelch überragenden Filamentpartien soweit nach außen, bis sie mit der Kelchwand einen spitzen Winkel bilden. Sie gehen unten, wo sie dem Kelchrande aufliegen, gekrümmt in die im Kelche eingeschlossenen Filamentpartien über; ihre oberen Teile bleiben entweder ganz gerade oder krümmen sich mehr oder weniger stark bogig — mit vom Kelche weg gerichteter Konvexität — oder S-förmig — unten nach der vom Kelche weggewandten, oben nach der ihm zugewandten Seite konvex. Während dieser Zeit — früher oder später — lösen sich in der Regel die Antheren von den Filamenten ab.

---

[1]) Vergl. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 20. 1902 S. 527.

[2]) Das Schaltstück hebt sich häufig schon in der Knospe sehr deutlich von dem Ende des Filamentes durch seine zylindrische Gestalt — das Filamentende verjüngt sich nach seiner Ansatzstelle an das Schaltstück hin — und seine hellere, grauweiße Färbung — das Filamentende pflegt mehr oder weniger kräftig gelblichgrün gefärbt zu sein — ab; häufig jedoch treten diese Unterschiede erst kurz vor dem Beginne des Kollabierens hervor. Nach dem Kollabieren ist das Schaltstück sehr dünn; die Filamentspitze ist zu dieser Zeit entweder halbkuglig oder halbellipsoidisch oder konisch gegen das Schaltstück abgegrenzt.

Sehr bald nach dem Beginne des Hervortretens der episepalen Staubgefäße aus dem Kelche fangen auch die epipetalen Staubgefäße an, schneller als bisher zu wachsen. Am Nachmittage des erstes Blühtages reichen ihre zu dieser Zeit schwach nach außen geneigten, mit den Seitenflanken sich untereinander und mit den Hinterseiten die Kronblätter berührenden — introrsen — Antheren [1]) meist bis zur Höhe der Spitzen der Kelchzähne oder etwas über diese hinaus.

Im Verlaufe des Vormittags des zweiten Blühtages — entweder früher oder später — strecken sich die epipetalen Staubgefäße, und zwar nicht selten in recht langen Abständen nacheinander, aus dem Kelche hervor. Ihre weitere Entwicklung gleicht ganz der der episepalen Staubgefäße: zuletzt legen sie sich auf die Kronblätter.[2])

Bei einem sehr großen Teile der Blüten machen die den Kelch überragenden Partien der Kronblätter am Vormittage des zweiten Blühtages, indem sie sich noch etwas verlängern,[3]) eine hyponastische Bewegung, durch welche sie eine ähnliche Stellung [4]) erhalten, wie während der heißeren Stunden des ersten Blühtages. Im Verlaufe des Nachmittags nehmen sie wieder ungefähr dieselbe Stellung an wie im Verlaufe des Nachmittags des ersten Blühtages.

Wie schon angedeutet wurde, enthält die männliche Blüte auch einen recht großen, bleichgraugrünen Gynäceumrest, der aus einem Fruchtknotenreste und den Resten von 3, selten 4 oder 5 Griffeln zusammengesetzt ist. Der Griffelrest besteht aus einem unteren, längeren und einem oberen, kürzeren Teile; beide Teile tragen an der Innenseite rudimentäre Narbenpapillen. Im Laufe des Blühens verlängern sich die Griffelreste in der Regel mehr oder weniger. Am Nachmittage des ersten Blühtages divergieren die unteren, geraden oder schwach nach außen konvex gekrümmten Teile der Griffelreste in den meisten Blüten nur wenig, so daß die oberen, geraden oder häufiger mehr oder weniger stark nach oben konvex gekrümmten,[5]) an die unteren meist ungefähr unter einem rechten Winkel[6]) angesetzten Teile sich kreuzen. Später bewegen sich die unteren Teile nach außen.

[1]) Da die epipetalen Antheren viel weniger fest aneinander liegen als die episepalen Antheren, so sind sie meist viel flacher als diese. Ihr Umriß ist in der Regel elliptisch. Sie sind vielfach etwas kürzer als die episepalen Antheren.

[2]) Die unteren Teile der epipetalen Filamente stehen nach dem Austritte der epipetalen Antheren aus dem Kelche gerade oder schwach nach innen konvex gekrümmt in den Nischen zwischen den in derselben Weise gekrümmten, etwas dickeren episepalen Filamenten, dicht vor den engen Spalten zwischen diesen, welche sie verschließen. Sie besitzen entweder einen mehr runden oder einen mehr eckigen Querschnitt. Die den Kelch überragenden Teile der Filamente besitzen einen ungefähr runden Querschnitt.

[3]) Die Kronblätter treten häufig soweit aus dem Kelche hervor, daß ihre Nägel den Kelchrand ein wenig überragen.

[4]) Sie sind vielfach nicht so stark eingekrümmt wie am ersten Blühtage.

[5]) Manchmal sind die oberen Teile anders — winklig — gekrümmt.

[6]) Die Ansatzstelle ist entweder winklig oder bogig gekrümmt.

nicht selten so weit, daß die oberen Teile sich nicht mehr kreuzen. Vielfach richten sich die oberen Teile mehr oder weniger auf. Die Griffelreste ragen zur Zeit der Kelchöffnung gewöhnlich bis zur Basis der episepalen Antheren oder etwas höher hinauf; am Schlusse des Blühens pflegen sie den Kelch etwas zu überragen. Der Fruchtknotenrest ist ungefähr zylindrisch. Sein unterer Teil nebst seinem kurzen Stiele ist in den zylindrischen oder konischen Innenraum der Staubgefäßkupula eingesenkt.

Im Verlaufe des dritten Blühtages — früher oder später — pflegen die männlichen Blüten zu verwelken. Darauf vertrocknen sie, bleiben aber im vertrockneten Zustande an den Infloreszenzachsen haften.

An den eingangs bezeichneten Örtlichkeiten verhalten sich die meisten weiblichen Blüten von *Silene Otites* in den genannten Monaten bei heiterer, warmer Witterung folgendermaßen: Im Laufe des Vormittags öffnet sich der Kelch. Dann treten die meist 3, seltener 4 oder 5 Griffel[1]) aus der Mündung des dem Fruchtknoten nebst den Kronblättern, der Kupula[2]) und häufig[3]) auch deren Träger fest anliegenden Kelches[4]) her-

[1]) Der untere Teil des Griffels besitzt einen ungefähr kreisrunden Querschnitt; der obere Teil des Griffels ist ungefähr riemenförmig, und zwar entweder linealisch oder nach dem abgerundeten Ende hin etwas verschmälert. Der Griffel trägt an der Innenseite von der Basis ab Narbenpapillen. Diese stehen ganz unten meist nur in der Mediane, bedecken von da ab aber die ganze Innenseite bis zu deren Rändern, gehen im oberen Teile des Griffels auch auf die Seitenflanken über und bedecken an der Spitze des Griffels meist auch dessen Außenseite eine kurze Strecke weit. Die Papillen, welche recht dicht stehen und schräg aufwärts gerichtet sind, nehmen nach der Griffelspitze hin etwas in der Länge zu. Da im oberen Teile des Griffels auch dessen Flanken mit Papillen besetzt sind und deren Länge, wie gesagt, nach der Griffelspitze hin zunimmt, so erscheint die riemenförmige Partie des Griffels auch dann, wenn sie sich nach der Spitze hin verschmälert, oben ebenso breit oder sogar breiter als unten. Die mit Papillen besetzte Innenseite des Griffels ist meist bleichgraugelb, die Außenseite des Griffels ist meist grünlichgrau gefärbt.

[2]) Die Kupula trägt auf ihrem oberen Rande die Reste der Staubgefäße. Die Reste der episepalen Staubgefäße bestehen meist aus einem kleinen Höcker des Diskusrandes, der einen dünnen, sehr verschiedenartig gestalteten Antherenrest trägt. Die Reste der epipetalen Staubgefäße bestehen meist sogar nur aus einem dem Diskusrande aufsitzenden Antherenreste, welcher gewöhnlich den der episepalen Staubgefäßreste etwas in der Breite übertrifft.

[3]) Vielfach jedoch nicht, da sich der Träger schneller nach unten verjüngt als der Kelch.

[4]) Der meist 3½—4 mm lange Kelch — dessen Basis wie die des männlichen Kelches gestaltet ist — besitzt infolgedessen im unteren Teile eine konische Gestalt, verengt sich oberhalb der weitesten Stelle der ungefähr halbkugeligen Kupula wieder und besitzt oberhalb deren oberen Randes entsprechend der wechselnden Gestalt des Fruchtknotens entweder eine mehr zylindrische oder eine mehr konische Gestalt. Da, wie gesagt wurde, der Kelch fest an dem Fruchtknoten, und zwar entweder bis zur Insertionsstelle der Griffel oder — häufiger — nicht ganz soweit — so daß in diesem Falle also die Fruchtknotenspitze unbedeckt ist —, anliegt, so treten die zwischen beiden befindlichen Kronblätter auf der Außenseite des Kelches deutlich hervor. Der Kelch der weiblichen Blüten ist dunkler graugrün gefärbt als der Kelch der männlichen Blüten.

vor. Bei ihrer Weiterentwicklung strecken sie sich meist zunächst gerade, dann krümmen sie sich mehr oder weniger stark nach innen konvex und bewegen sich mehr oder weniger weit nach außen. Um 6—7 Uhr pflegen sie eine Länge von 2 bis 3½ mm erreicht zu haben und so stark geneigt zu sein, daß ihre Spitzen 4—6 mm voneinander entfernt sind. Da der Fruchtknoten[1] zu dieser Zeit meist ungefähr bis zu den Kelchzähnen reicht, so stehen die Griffel, deren Narben jetzt konzeptionsfähig sind, fast ihrer ganzen Länge nach aus dem Kelche hervor. Es bleiben die Griffel in der Regel noch während des nächsten Tages und vielfach auch noch während eines Teiles des dritten Tages frisch und ihre Narben konzeptionsfähig; dann verwelken und vertrocknen die Griffel. Die Griffel wachsen[2] vom Abend des ersten Blühtages ab noch etwas.[3] Hierbei krümmen sie sich noch stärker als bisher, und zwar entweder regelmäßig kreisbogig oder mehr oder weniger unregelmäßig.[4] Vielfach krümmen sie sich auch ein wenig nach links oder rechts spiralig.

Bei vielen von diesen Blüthen beginnen die Kronblätter gleichzeitig mit den Griffeln sich aus dem Kelche hervorzustrecken. Bei dem Reste dieser Blüten strecken sich die Kronblätter sämtlich oder[5] zum Teil erst nach einiger, oft recht langer[6] Zeit aus der Öffnung des Kelches hervor, oder es treten sogar einzelne[7] oder sämtliche Kronblätter niemals aus dem Kelche hervor. In dem Falle, daß die Kronblätter erst spät oder gar nicht aus dem Kelche hervortreten, pflegt der Kelch anfänglich oder — wenn die Kronblätter gar nicht aus ihm hervortreten — sogar dauernd bis zur Insertionsstelle der Griffel, welche seine Zähne nicht selten etwas, manchmal sogar ihrer ganzen Länge nach überragen,[8] dem Fruchtknoten anzuliegen. Die Kronblätter, welche auch in denjenigen weiblichen Blüten, in denen sie aus dem Kelche hervortreten, niemals die durchschnittliche Länge der Kronblätter der männlichen Blüten —

[1] Der grüngefärbte Fruchtknoten ist ungefähr ellipsoidisch; er ist oben entweder mehr oder weniger weit konisch verjüngt oder mehr oder weniger abgestumpft. Er ist mit seiner Basis und seinem kurzen, zylindrischen Stiele in eine ungefähr halbkugelige, die Staubgefäßreste und die Kronblätter tragende Kupula eingesenkt. Sein Querschnitt ist undeutlich dreieckig.

[2] Auch der Fruchtknoten wächst während dieser Zeit; zuletzt steht die Insertionsstelle der Griffel nicht selten in gleicher Höhe mit den Spitzen der Kelchzähne, hin und wieder sogar noch etwas höher als diese.

[3] Sie erreichen nicht bei allen Individuen die gleiche Länge.

[4] Nicht selten steht zuletzt die Spitze des Griffels bedeutend tiefer als seine Insertionsstelle.

[5] In diesem Falle pflegen die Kronblätter eine — oft sehr — ungleiche Länge zu erreichen.

[6] Nicht selten erst am zweiten Blühtage.

[7] Nicht selten tritt nur ein Kronblatt aus dem Kelche hervor.

[8] Sie liegen in diesem Falle in der Regel den Griffeln mehr oder weniger fest an.

diese beträgt 6—7 mm — erreichen,[1] sondern häufig sehr kurz bleiben, verwelken und vertrocknen ungefähr gleichzeitig mit den Griffeln. Während der heißeren Tagesstunden krümmen sich die aus dem Kelche hervorragenden Partien der Kronblätter, vorzüglich die der längeren von diesen, meist in ähnlicher Weise, wie die gleichen Partien der Kronblätter der männlichen Blüten; in den späteren Nachmittagsstunden sowie am Abend und in der Nacht pflegen sie mehr oder weniger stark bogig, oft exakt kreisbogig, gekrümmt[2] und so zurückgeneigt zu sein, daß ihre Spitzen die Außenseite des Kelches berühren: ihre Basen liegen in den Ausschnitten zwischen den Kelchzähnen.[3]

Wenn sich auch die meisten männlichen und weiblichen Blüten von *Silene Otites* in der soeben dargelegten Weise verhalten, so sind doch bei dieser Art in derselben Jahreszeit und bei derselben Witterung auch sehr zahlreiche Blüten vorhanden,[4] welche ein abweichendes Verhalten zeigen.[5]

In sehr vielen männlichen Blüten beginnen die episepalen Staubgefäße entweder schon am Morgen — und zwar oft sehr früh — oder erst am Nachmittage sich aus dem Kelche hervorzustrecken. In den ersteren pflegen die Pollensäcke der episepalen Antheren um Mittag oder in den ersten Nachmittagsstunden, in den anderen pflegen sie am Vormittage des folgenden Tages — oft sehr früh — aufzuspringen. Am Abend haftet an den Antheren dieser Blüten, vorzüglich an denen der letzteren, meist nur noch recht wenig Pollen. In diesen Blüten beginnt die Entwicklung der epipetalen Staubgefäße am Nachmittage des ersten Blühtages oder im Verlaufe des Vormittags des zweiten Blühtages.[6]

In nicht wenigen sowohl von diesen Blüten als auch von den Blüten mit normaler Staubgefäßentwicklung krümmen sich die Kronblätter während der heißesten Stunden des Tages — und zwar selbst an sehr heißen Tagen und an den heißesten Stellen der obengenannten Örtlichkeiten — entweder garnicht oder nur unbedeutend ein.

In zahlreichen weiblichen Blüten erreichen die Narben die Konzeptionsfähigkeit nicht am Nachmittage des ersten Blühtages, sondern erst im Laufe des Vormittags des folgenden Tages. Sie

[1] Häufig treten die Kronblätter so weit aus dem Kelche hervor, daß ihre Nägel die Kelchzähne ein wenig überragen.

[2] Ihre Konvexität ist vom Kelche weggewandt.

[3] Die Zähne des Kelches der weiblichen Blüte sind etwas kürzer als die des Kelches der männlichen Blüte.

[4] Später, im September und Oktober, ist die Anzahl solcher abweichenden Blüten noch bedeutender.

[5] Diese Blüten befinden sich stets an denselben Örtlichkeiten wie jene. Die Blüten desselben Individuums pflegen sich bei ähnlichen Witterungsverhältnissen gleich zu verhalten.

[6] An denjenigen Örtlichkeiten, an denen *Silene Otites* in größerer Anzahl wächst, sind in jeder Stunde vom Morgen bis zum Abend im Aufspringen begriffene episepale und epipetale Antheren vorhanden.

bleiben aber mindestens bis zum Morgen des dritten Tages konzeptionsfähig. Wie in zahlreichen männlichen Blüten, so krümmen sich auch in zahlreichen weiblichen Blüten die Kronblätter während der heißesten Stunden nicht oder nur unbedeutend ein.[1])

Da *Silene Otites* diöcisch ist, so kann bei ihr weder Selbstbestäubung noch Nachbarbestäubung stattfinden. Sie ist also auf Fremdbestäubung durch fremde Kräfte angewiesen. Von den die Bestäubung der Phanerogamen bewirkenden fremden Kräften können bei ihr nur die Insekten und die bewegte Luft in Frage kommen. Ich hatte früher sowohl in Deutschland als auch in Tirol sehr zahlreiche Individuen von *Silene Otites* an solchen Tagen, an denen blütenbesuchende Insekten eine rege Tätigkeit entwickelten, während der Vormittags- und der ersten Nachmittagsstunden sorgfältig beobachtet.[2]) Ich hatte bei diesen Beobachtungen an ihren Blüten, die in den genannten Stunden nur schwach oder gar nicht dufteten, nur ganz vereinzelte Besucher[3]) wahrgenommen, und sowohl in den männlichen als auch in den weiblichen Blüten Honig nur in sehr geringer Menge gefunden. In den weiblichen Blüten befand sich der Honig im Blütengrunde; er war, da der Kelch sehr fest an dem Fruchtknoten anliegt, für die Insekten ohne einen Anbruch des Kelchgrundes unerreichbar. Ich schloß damals aus meinen Beobachtungen, daß die Bestäubung der Narben von *Silene Otites* in der Regel nicht durch Insekten herbeigeführt würde. Ich schloß damals weiter, daß, wenn wirklich eine regelmäßige Bestäubung der Narben dieser Art stattfände, sie, da eine regelmäßige Insektenbestäubung fehle, nur durch die bewegte Luft herbeigeführt werden könnte. Da nun die weiblichen Blüten von *Silene Otites* — bei günstiger Witterung — regelmäßig reichlich keimfähige Samen, deren Embryonen offenbar stets aus befruchteten Eizellen hervorgehen, produzieren, und da diese Art manche der für solche Arten, deren Narben sicher regelmäßig durch die bewegte Luft bestäubt werden, charakteristischen Eigenschaften besitzt[4]), so glaubte ich auch bei ihr diese Bestäubungsart bestimmt annehmen zu dürfen. Meiner Ansicht

[1]) Bei ungünstiger — trüber oder regnerischer — Witterung weicht auch der Entwicklungsgang derjenigen — männlichen und weiblichen — Blüten, welche sich bei günstiger Witterung normal entwickeln würden, mehr oder weniger von dem vorhin geschilderten Entwicklungsgange ab.

[2]) Vergl. Schulz, Beiträge z. Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen I. (1888), S. 7—9. II. (1890) S. 28.

[3]) Schlupfwespen und Fliegen, welche in den männlichen Blüten teils Honig sogen, teils — Fliegen — Pollen fraßen; vergl. Beiträge I. S. 9, II. S. 28. Besucher, und zwar zwei honigsaugende Sphegiden-Arten, hatte schon früher H. Müller [Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten II., Verhandlungen d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens. Bd. 36. (1879) S. 198 u. f. (234—235)] — wohl nur an den männlichen Blüten — beobachtet.

[4]) Wie bei sehr vielen dieser Gewächse ragen auch bei *Silene Otites* sowohl die Staubgefäße, deren Filamente allerdings unbeweglich sind, als

schlossen sich verschiedene Schriftsteller, z. B. Warming[1]) und Knuth[2]) an.

auch die Griffel relativ weit aus dem Kelche hervor, und werden auch bei ihr die Staubgefäße und die Griffel nicht von den — kleinen und unscheinbaren, bei den weiblichen Blüten vielfach nicht einmal aus dem Kelche hervortretenden — Kronblättern verdeckt. Die Papillen der konzeptionsfähigen Narben von *Silene Otites* sind zwar nur kurz, sie bedecken aber sehr dicht fast die ganze Innenseite des Griffels und sind in der Regel mit einer recht dicken Flüssigkeitsschicht bedeckt. Die männlichen Blüten von *Silene Otites* besitzen sehr dünne, leicht bewegliche und elastische Stiele: sie sind schon bei recht schwacher Luftbewegung in beständiger Bewegung. Die — in der Regel stärker aufwärts gerichteten — Stiele der weiblichen Blüten dieser Art sind kürzer, dicker und fester; die weiblichen Blüten sind deshalb viel weniger leicht beweglich als die männlichen Blüten. (Bei vielen sicheren diklinen Windblütern verhalten sich die Infloreszenzen wie die Einzelblüten von *Silene Otites.*) Außerdem sind die Hauptachsen der oberirdischen Sprosse bei den männlichen Individuen von *Silene Otites* weniger fest gebaut als bei ihren weiblichen Individuen; deshalb sind auch die ganzen oberirdischen Sprosse ihrer männlichen Individuen leichter beweglich als die ihrer weiblichen Individuen. (Die oberirdischen Sprosse der weiblichen Individuen tragen weniger Blüten als die der männlichen Individuen und — vorzüglich ihre Achsen — besitzen eine dunkler grüne Färbung als die der letzteren, welche sehr häufig gelblichgrün gefärbt sind. Infolge dieser abweichenden Eigenschaften lassen sich die oberirdischen Sprosse der beiden Geschlechter während der Blütezeit meist schon aus recht bedeutender Entfernung deutlich unterscheiden.)

Der Pollen von *Silene Otites* verhält sich allerdings nicht unerheblich anders als der derjenigen Gewächse, welche bestimmt auf Bestäubung durch die bewegte Luft angewiesen sind. Der hellgelbe oder graugelbe Pollen von *Silene Otites* ist nämlich recht kohärent; es bleiben, auch wenn er bei ganz trockener Witterung durch einen starken Luftstrom von der Anthere abgeblasen wird, fast stets mehrere Körner aneinander haften, während sich bei jenen Gewächsen die Pollenkörner — falls sie nicht zu Tetraden vereinigt sind — sämtlich voneinander zu trennen pflegen. Außerdem haftet der Pollen bei *Silene Otites* viel fester an den Pollensackwandungen als bei jenen Gewächsen. Auch ist bei ihr die Pollenmenge — im Verhältnis zu der Anzahl den Samenanlagen — viel geringer als bei jenen. Obwohl mir damals sehr wohl bekannt war, daß der Pollen der echten Windblüter in der angegebenen Weise von dem der *Silene Otites* abweicht, glaubte ich doch auch bei dieser Windbestäubung annehmen zu dürfen.

[1]) Om Caryophyllaceernes Blomster, Botaniske Forenings Festskrift (Kjøbenhavn 1890) S. 194 u. f. (264—265). Warming hat weder Honig noch Insektenbesuch beobachtet. Er hält den ziemlich dicken Schleimbelag der Narbenpapillen für eine Anpassung an die Windbestäubung, die er als sicher ansieht.

[2]) Blumen und Insekten auf den nordfriesischen Inseln (Kiel u. Leipzig 1894) S. 39—40. Knuth hat sowohl in den männlichen als auch in den weiblichen Blüten, welche nach seiner Angabe beide nach Kumarin duften, etwas Honig wahrgenommen und beide von einer geringen Anzahl von Insekten, besonders hemitropen Schmetterlingen und Fliegen, besucht gesehen. Nach seiner Meinung werden „der Pollen von den vertrocknenden Antheren und schließlich auch letztere von den Filamenten durch den Sturm losgerissen und auf die ganz nach Art der echten windblütigen Pflanzen weit hervorstehenden Narben geführt.“ Er sagt außerdem bezüglich der Bestäubung: „Daß die Übertragung des Pollens durch den Wind als die eigentliche Bestäubungsart der Pflanze anzusehen ist, geht daraus hervor, daß trotz des geringen Insektenbesuches keine weibliche Blüte unbefruchtet bleibt. Auch stimmt mit dieser Annahme das starke Überwiegen der männlichen Stöcke überein.“

Da teilte Verhoeff[1]) mit, daß er auf Norderney beobachtet habe, daß nach Sonnenuntergang die Blüten[2]) im Zimmer stehender Stauden von *Silene Otites*, welche bei Tage völlig geruchlos waren, stark, und zwar sehr aromatisch süß, dufteten, reichlicher als bei Tage Honig absonderten[3]) und von *Plusia gamma*[4]) besucht wurden.[5,6]) Nunmehr untersuchte auch ich die Blüten von *Silene Otites* am Abend. Ich fand, daß in den eingangs genannten Monaten bei heiterem, warmem, windstillem Wetter von 6 Uhr, hauptsächlich aber von 7—8 Uhr ab[7]) sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten dieser Art von zahlreichen Noktuiden und Kleinschmetterlingen besucht werden.[8]) Männliche und weibliche Blüten duften zu dieser Zeit[9]) recht kräftig;[10]) ihr Duft läßt sich meines Erachtens am besten als recht stark aminoider Nelkenduft, als eine Mischung aus dem Dufte der Blüte der Gartennelke und dem Dufte der Blüte des Weißdorns oder der des Hollunders bezeichnen.[11]) Und sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten enthalten jetzt eine im Verhältnis zu ihrer geringen Größe sehr bedeutende

---

Auch noch in seinem Handbuche der Blütenbiologie (Bd. 2. T. 1. Leipzig. 1898. S. 154 u. 167—168) sieht Knuth „die Übertragung des Pollens durch den Wind als die eigentliche Bestäubungsart“ von *Silene Otites* an.

[1]) Blumen und Insekten der Insel Norderney und ihre Wechselbeziehungen. (Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akademie d. Naturforscher. Leipzig. Bd. 61. 1893. Nr. 2. S. 41—44.)

[2]) Verhoeff hat nur männliche Blüten untersucht.

[3]) Nach Verhoeff (a. a. O. S. 42) befindet sich der Honig im Grunde der 3½—4 mm tiefen, von dem Kelche und den Kronblättern gebildeten engen Röhre, so daß von ihm alle kurzrüssligen Insekten völlig ausgeschlossen sind. Später (S. 43) sagt Verhoeff jedoch: „Mit Eintritt der Dunkelheit beginnt der Nektar in der Blumenröhre emporzusteigen, so hoch, daß ich ihn zuweilen direct unter den Narben glänzen sah.“

[4]) *Plusia gamma* wurde später von Knuth (Handbuch a. a. O. S. 168) auch auf den nordfriesischen Inseln als Besucher der Blüten von *Silene Otites* beobachtet.

[5]) Bei Tage beobachtete Verhoeff nur eine pollenfressende *Anthomyia* an den Blüten; nach seiner Ansicht vollziehen diese Fliegen fast stets Kreuzung.

[6]) Die meisten der übrigen Angaben Verhoeffs über die Blüten von *Silene Otites* — die er für zweigeschlechtig hält — sind nicht richtig.

[7]) Nach 10 Uhr abends konnte ich die Blüten nur selten untersuchen.

[8]) In der Nähe von stehendem oder langsam fließendem Wasser, z. B. auf den Hügeln bei der Cröllwitzer Bergschenke, sah ich neuerdings die Blüten von *Silene Otites* während der späteren Nachmittagsstunden auch von den Männchen der gemeinen Stechmücke (*Culex pipiens* L.), welche eifrig Honig sogen, reichlich besucht.

[9]) Der Duft erreicht diese Stärke — entweder schneller oder langsamer — im Laufe des Nachmittags.

[10]) Es duften nicht alle im gleichen Entwicklungsstadium befindlichen Blüten gleich stark. Der Duft der weiblichen Blüten ist durchschnittlich etwas schwächer als der der männlichen Blüten.

[11]) Knuth (Blumen u. Insekten u. s. w. S. 40) bezeichnet die Blüten als „cumarinduftend“; Verhoeff bezeichnet den Duft als „sehr aromatisch, süß“. Er geht nach Verhoeffs Ansicht vom Honig aus.

Menge Honig. Der Honig wird an der gelblichgrauweiß oder mehr oder weniger kräftig honiggelb gefärbten, fettig glänzenden Innenseite der Wand der die Staubgefäße — in den männlichen Blüten — oder die Staubgefäßreste — in den weiblichen Blüten — auf ihrem oberen Rande tragenden Kupula abgesondert. Er steigt zwischen dem unteren Teile des Fruchtknotenrestes — in den männlichen Blüten — oder des Fruchtknotens — in den weiblichen Blüten — und der diesem fest anliegenden Kupulawand bis zum oberen Rande der Kupula empor, von wo er entweder in den Raum zwischen dem Gynäceumreste und den Staubgefäßen — in den männlichen Blüten — oder in den Raum zwischen dem Fruchtknoten und dem Perianthe — in den weiblichen Blüten — eindringt. In den männlichen Blüten steigt er am Abend des ersten Blühtages meist bis zwischen die epipetalen Antheren hinauf, wo er einen mehr oder weniger großen Tropfen bildet, von dem aus er nicht selten an den von den epipetalen Antheren umschlossenen und deren Innenseite anliegenden episepalen Filamenten noch etwas weiter aufwärts vordringt. Am Abend des zweiten Blühtages erfüllt der Honig in den männlichen Blüten den Raum zwischen dem Gynäceumreste und den zehn Filamenten mehr oder weniger weit und steigt meist zwischen und an den Filamenten noch eine Strecke weiter aufwärts.[1]) In den weiblichen Blüten steigt der Honig in den Kapillarspalten zwischen dem Kelche und dem am Abend des ersten Blühtages meist fast oder ganz bis zur Basis der Kelchzähne, später mehr oder weniger höher hinauf[2]) reichenden Fruchtknoten bis zu der entweder mehr zugespitzten oder mehr abgeplatteten Spitze des letzteren empor, auf welcher er sich ansammelt. Er bildet auf der Fruchtknotenspitze entweder einen mehr oder weniger großen Tropfen oder er bedeckt sie als mehr oder weniger dicke Schicht vom Perianthe bis zur Basis der Griffel, an und zwischen denen er vielfach noch ein wenig höher hinaufsteigt. Es dringt nicht selten,[3]) vorzüglich wenn der Kelch sehr kurz oder der Fruchtknoten sehr lang ist, zwischen den Kronblättern hindurch und rinnt dann an der Außenseite des Kelches hinab. In denjenigen Blüten, in denen die Kronblätter im Kelche eingeschlossen bleiben und dieser den Fruchtknoten bis zu den Griffelbasen bedeckt, tritt der Honig zwischen diesen

[1]) Dadurch, daß die Filamente bis zu ihren Krümmungsstellen dicht aneinander liegen — vgl. S. 437 Anm. 2 — und daß ihnen die Nägel der Kronblätter an der Außenseite recht fest anliegen, wird verhindert, daß der Honig aus dem Raume zwischen den Filamenten und dem Gynäceumreste hinaus in den Raum zwischen den Filamenten bezw. den Kronblättern und dem Kelche fließt. In diesem Raume würde er für die Insekten schwer erreichbar sein, da die muldig gebogenen Kelchzähne fest an die in den Einschnitten zwischen ihnen liegenden Kronblätter angedrückt und häufig außerdem nach einwärts geneigt sind.

[2]) Zuletzt befindet sich die Insertionsstelle der Griffel sehr häufig in gleicher Höhe mit den Spitzen der Kelchzähne, hin und wieder sogar noch ein wenig höher.

[3]) Vorzüglich am Abend des zweiten Blühtages.

und den ihnen mehr oder weniger weit anliegenden Kelchzähnen hervor, bildet oberhalb der Austrittstelle der Griffel aus dem Kelche einen mehr oder weniger großen Tropfen und fließt manchmal an der Außenseite des Kelches hinab.[1])

Der Honig ist also sowohl in den männlichen als auch in den weiblichen Blüten von *Silene Otites* ganz kurzrüssligen Kleinschmetterlingen bequem zugänglich. Die die Blüten besuchenden Noktuiden und Kleinschmetterlinge berühren beim Besuche der männlichen Blüten die Antheren[2]) mit denselben Körperteilen — und zwar mit dem Kopfe, der Unterseite des Rumpfes (nebst den Beinen) und den Flügeln —, mit welchen sie beim Besuche der weiblichen Blüten die Narbenflächen berühren. Da die genannten Besucher beim Honigsaugen meist lebhaft flattern, so erschüttern sie zweifellos die männlichen Blüten häufig so stark, daß ein recht bedeutender Teil des sich verhältnismäßig leicht von den Pollensackwandungen ablösenden Pollens derselben zur Erde fällt und dadurch für die Bestäubung verloren geht. Ein noch bedeutenderer Teil des Pollens geht dadurch für die Bestäubung verloren, daß, wie dargelegt wurde, die Pollensäcke zahlreicher Antheren sich zu einer Zeit öffnen, zu welcher keine Bestäuber fliegen;[3]) zu der Zeit, zu der diese in bedeutender Anzahl fliegen, ist bereits ein großer, vielfach sogar der weitaus größte Teil des Pollens von diesen Antheren abgefallen. Da jedoch die Anzahl der weiblichen Blüten viel geringer als die der männlichen Blüten ist,[4]) so reicht der Pollen, mit welchem sich die Insekten beim Besuche der männlichen Blüten behaften, zur normalen Bestäubung der Narben der von ihnen später besuchten weiblichen Blüten[5]) und somit zur Befruchtung der Eizellen der meisten der vorhandenen Samen-

---

[1]) Der Honig würde aus den weiblichen Blüten viel häufiger hinausfließen, wenn ihre Stiele nicht stärker aufgerichtet wären als die der männlichen Blüten.

[2]) Da die Antheren, wie dargelegt wurde, nach dem Aufspringen ihrer Pollensäcke sehr beweglich sind und deshalb von den Besuchern nach allen Seiten gedreht werden können, so schmiegen sie sich an die Besucher fester an und berühren sie deren Körper mit einem größeren Teile ihrer pollenbedekten Oberfläche, als wenn sie an den Filamenten unbeweglich befestigt wären.

[3]) Die männlichen Blüten werden zwar hin und wieder am Vormittage und während der ersten Nachmittagsstunden von Insekten, und zwar hauptsächlich pollenfressenden und pollensammelnden, — vorzüglich pollenfressenden Fliegen — besucht, diese besuchen aber wohl nur in vereinzelten Fällen gleichzeitig auch weibliche Blüten, ihre Besuche sind also für die Bestäubung fast völlig bedeutungslos.

[4]) Es ist nicht nur die Anzahl der weiblichen Individuen und der oberirdischen Sprosse dieser viel geringer als die der männlichen Individuen und Sprosse, sondern es tragen die weiblichen Sprosse auch weniger Blüten als die männlichen.

[5]) Wie dargelegt wurde, sind die Narben an mindestens einem Abend konzeptionsfähig. Wäre dies nicht der Fall, wären die Narben nur kurze Zeit konzeptionsfähig, so würden allerdings wohl zahlreiche Eizellen unbefruchtet bleiben.

anlagen dieser Blüten aus. Nur selten wird bei günstiger Witterung eine Blüte nicht oder nur unzureichend bestäubt.[1]

Der Duft hält meist mehrere Stunden in seiner größten Stärke an, dann vermindert er sich schneller oder langsamer; am nächsten Vormittage ist er entweder nur noch schwach entwickelt oder vollständig geschwunden. Der Honig ist, vorzüglich in den männlichen Blüten, häufig noch am frühen Morgen reicht reichlich vorhanden. Dann vermindert er sich. In den weiblichen Blüten pflegt der Honig bald völlig zu verschwinden. In manchen männlichen Blüten ist er noch um Mittag deutlich wahrnehmbar; in sehr vielen männlichen Blüten ist jedoch, vorzüglich bei heißem, trockenem Wetter, schon um 10 Uhr vormittags keine Spur freien Honigs mehr vorhanden.

[1]) Viel trägt zum regelmäßigen Zustandekommen der Bestäubung der Narben von *Silene Otites* der Umstand bei, daß die Besucher von *Silene Otites* diese Art, in deren Gesellschaft vielerorts gar keine andere von den betreffenden Insekten besuchte Art vorkommt, längere Zeit andauernd besuchen, sowie der Umstand, daß die Individuen von *Silene Otites* nicht vereinzelt, sondern in größeren Scharen aufzutreten pflegen.

# Wundverschluß bei Hippuris vulgaris L.

Von

**W. Wächter.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

Im Freilandaquarium des Leipziger botanischen Gartens fielen mir an den Stengeln der Luftsprosse von *Hippuris vulgaris* etwa 0,3—0,4 cm lange und 0.2 cm breite elliptische Erhebungen von brauner Farbe auf. Querschnitte durch diese Intumescenzartigen Gebilde zeigten mikroskopische Bilder von großer Mannigfaltigkeit in der Zeichnung. Da in der mir zugänglichen Literatur über diese Erscheinung keine Angaben gefunden wurden, schien es mir nicht ohne Interesse zu sein, die Entwicklung und Entstehungsursache jener pathologischen Gebilde zu verfolgen bezw. aufzuklären.

Was zunächst die Ätiologie anbetrifft, so lag der Gedanke an eine Art Gallenbildung nahe, da überall auf den *Hippuris*-Pflanzen eine nicht bestimmte Käferlarve gefunden wurde. Indes zeigte die mikroskopische Untersuchung bald, daß für diese Annahme kein Grund vorhanden war; außerdem fanden sich neben den mit Anschwellungen versehenen Exemplaren andere, die deutlich eine Verwundung des Stengels und gelegentlich auch der Blätter durch Tierfraß erkennen ließen. Auch hier finden sich dieselben Zellwucherungen, wie bei jenen. Offenbar entstehen also die fraglichen Anschwellungen infolge Verletzung durch die auf den Pflanzen gefundenen Larven; und es war nur noch zu konstatieren, ob lediglich die Verwundung die Deformation veranlaßte, oder ob etwa eine spezifische Reizwirkung durch das Insekt ausgeübt wird. — Wie ein Versuch zeigt, lassen sich die Zellhypertrophien — denn um solche handelt es sich — jederzeit durch künstliche Verwundungen hervorrufen.

Die Versuche wurden zweckmäßig im Laboratorium angestellt, um sicher zu gehen, daß außer den beabsichtigten Verwundungen keine unkontrollierbaren Schädigungen auftraten. — Es erwies sich als das praktischste, die Verhältnisse des natürlichen Standortes möglichst nachzuahmen, da für das Gedeihen

der Pflanzen wie für die Bildung des Wundverschlusses der auf diese Weise erreichte Feuchtigkeitsgehalt der Luft am günstigsten ist. Abgeschnittene Sprosse, sowohl junge sterile, wie Blütensprosse wurden zum Versuch verwandt und in einer möglichst großen Glascuvette derart aufgestellt, daß sich die untere Hälfte im Wasser, die obere in der Luft befand, doch so, daß die Sprosse garnicht oder nur eben über den Rand der Cuvette hervorragten. Einfach in Gläser mit Wasser gestellte Sprosse welken sehr bald wegen der geringen Verdunstungsfläche und unter Glasglocken trat rasch Schimmelbildung ein. — Nach drei bis vier Tagen hatten sich die Wunden durch Verkorkung der mit der Luft in Berührung stehenden Zellwände gebräunt, und nach acht bis zehn Tagen konnte man rings um die Wunde herum eine leichte Anschwellung erkennen. Je nach Art der

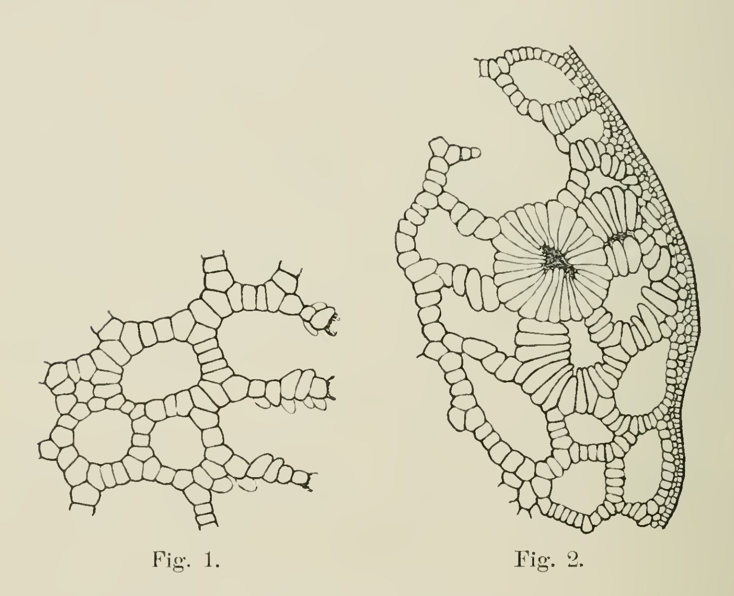


Fig. 1. Fig. 2.

Verwundung entstand — wie im Freien — eine runde oder elliptische Erhebung nach einem Nadelstich oder einem kleinen Längsschnitt; oder, wenn größere Stücke des Gewebes entfernt wurden, eine der Art der Wunde entsprechende Vertiefung mit etwas erhabenem Rand. Ein Querschnitt zeigt dieselben Bilder, jedoch infolge der kürzeren Entwicklungszeit, weniger kompliziert, als bei den im Garten gefundenen Wundstellen.

Verletzungen, die Sprossen unter Wasser beigebracht wurden, hatten während der Versuchsdauer weder Verkorkung noch Zellhypertrophie zur Folge. Ebensowenig zeigten dekapitierte Sprosse an der mit der Luft in Berührung stehenden Schnittfläche irgendwelche Veränderung; erst wenn man durch Überstülpen eines kurzen Glaszylinders die Schnittfläche dem gleichen Feuchtigkeitsgrad wie die übrigen Wunden aussetzte, traten Gewebe-

veränderungen auf. — Daß unter Wasser eine Hemmung oder im günstigsten Fall eine Verzögerung in der Ausbildung des Wundgewebes eintrat, ist nicht weiter auffällig, da Wasser und feuchte Luft bekanntlich in verschiedener Weise auf die Callusbildung wirkt.

Infolge der Möglichkeit, die Zellhypertrophien durch künstliche Verwundung zu erzeugen, ließ sich ihre Entwicklung leicht verfolgen. Fig. 1 zeigt ein Anfangsstatium; zunächst bräunen sich die Wände der angeschnittenen Zellen, und die der Schnittfläche benachbarten Zellen beginnen in die Intercellularräume schlauchartig auszuwachsen und zwar meistens einseitig. Dadurch, daß diese Schläuche von zwei Seiten einander entgegenwachsen, wird ein Verschluß des durch den Schnitt halbierten Intercellularraumes ermöglicht. Gleichzeitig oder kurz nachher wachsen auch die Zellen, die die benachbarten Intercellularräume

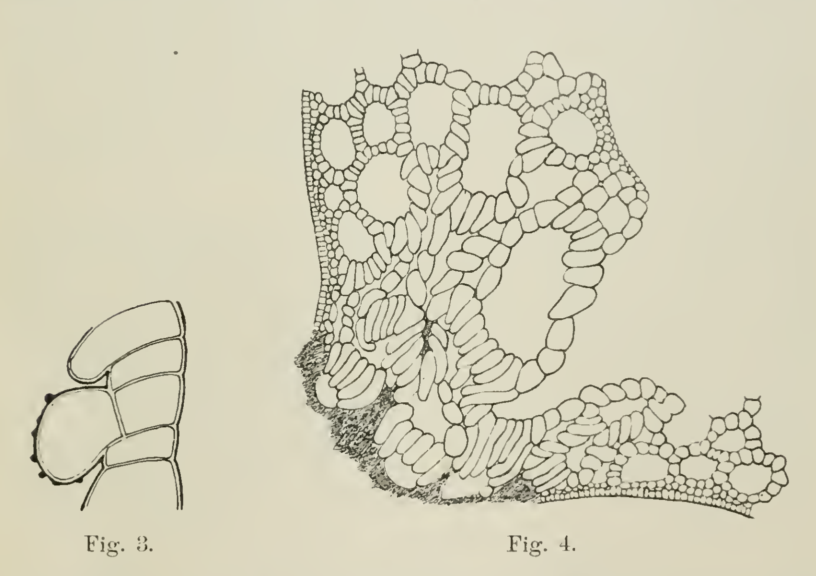


Fig. 3. Fig. 4.

umschließen, in diese hinein und können sie mehr oder minder vollständig ausfüllen. Vielfach verläuft der Prozeß insofern etwas anders, als größere Zellkomplexe verkorken und absterben und die Hypertrophie weiter nach innen beginnt. Die pathologischen Bildungen beschränken sich nun nicht auf die der Wunde zunächstliegenden Gewebspartien, sind aber naturgemäß hier am intensivsten. Die erwähnten Anschwellungen entstehen dadurch, daß die subepidermoidalen Schichten und die Epidermis durch die hypertrophierten Zellen nach außen gedrückt werden. — Gelegentlich findet man in größerer Entfernung von der Wunde, zuweilen sogar auf der entgegengesetzten Seite des Sprosses einen oder mehrere Interzellularräume zugewachsen (vergl. Fig. 2). Die hypertrophierten Zellen erscheinen nicht plasmaärmer als die normalen.

Die hier geschilderten Verhältnisse ähneln denen von Mellinck[1]) an *Nymphaea* beobachteten Bildungen. Auf diese Arbeit wurde ich erst nach Abschluß meiner Untersuchung durch ein Zitat bei Küster[2]) aufmerksam. Da indessen die Wundreaktion bei *Hippuris* in einigen Punkten von der an *Nymphaea* beobachteten abweicht, und da Mellinck die Frage nach der Entstehung der von ihm beschriebenen Bildungen offenlassen mußte, schien mir eine Veröffentlichung dieses Falles nicht ganz überflüssig, abgesehen davon, daß sich — wie besonders Fig. 2 zeigt — *Hippuris* wegen der infolge der Verwundung entstehenden hübschen und dabei klaren Zeichnungen des Querschnittes als Demonstrationsobjekt eignen dürfte.

Daß die an *Nymphaea* beobachteten Anschwellungen ebenfalls auf Verletzungen durch Tiere zurückzuführen sind, scheint mir nicht zweifelhaft, da ich auch durch künstliche Verletzungen der Blattstiele von *N. rubra* Rxb. die von Mellinck beschriebenen pathologischen Veränderungen hervorrufen konnte. Da die Blattstiele sich unter Wasser befanden, das Wasser also in direkter Berührung mit der Wunde stand, war nach den Erfahrungen mit *Hippuris* zu erwarten, daß, wenn überhaupt eine Callusbildung auftreten würde, diese erst nach längerer Zeit zu beobachten war.

Nach etwa sieben Wochen konnte man die von Mellinck konstatierten Veränderungen wahrnehmen. Die Wundhöhle war mit verkorkten Zellen ausgekleidet, und an manchen Stellen hatte sich ein typisches Korkgewebe gebildet. In die der Wunde benachbarten Interzellularräume sieht man mehrzellige „Haare" hineinragen. — Bei *Hippuris* fand ich weder ein Korkkambium, noch eine Teilung der hypertrophierten Zellen. Wo gelegentlich eine Zellteilung vorhanden zu sein schien, war es nicht schwer, diese darauf zurückzuführen, daß sich zwei nebeneinander liegende Zellen, wie sie normalerweise häufig vorkommen, an der Streckung beteiligten (siehe Fig. 3). Dreizellige „Haare", wie sie Mellinck abbildet (siehe Fig. 2 l. c.) konnte ich bei *Hippuris* niemals beobachten. — Ein Querschnitt durch altes Wundgewebe macht allerdings zuweilen den Eindruck eines dichten Parenchyms und an solchen Präparaten läßt sich natürlich nicht nachweisen, ob eine Zellteilung stattgefunden hat oder nicht.

Betrachten wir aber einen Schnitt, wie den in Figur 4 dargestellten, so erklärt sich leicht, wie das „Parenchym" zustande kommen kann. Hier ist ein Stadium getroffen, in dem man noch überall die ursprünglichen Intercellularräume nachweisen kann, und man sieht deutlich, wie durch das Auswachsen der normalen, regelmäßigen Zellen nach der Wunde hin die ursprüngliche Struktur des Gewebes verändert wird. —

[1]) Zur Thyllenfrage. (Bot. Ztg. Bd. 44. 1886. p. 745.)

[2]) Path. Pflanzenanatomie. Jena 1903. p. 166.

Wird ein Interzellularraum durch die einander entgegenwachsenden Zellen ausgefüllt, so stoßen die Zellen meistens nicht ganz dicht aufeinander; ein vollständiger Verschluß des Interzellularraumes wird erst durch die Ausscheidung einer braunen Masse erreicht (vergl. Fig. 2). Inwieweit diese Masse mit den als Wundgummi öfters beschriebenem[1]) Sekret identisch ist, wurde nicht untersucht. Die Masse läßt sich mit Javellescher Lauge leicht herauslösen; die dann deutlich sichtbar werdenden Membranen der hypertrophierten Zellen sind vielfach dicker als die normaler Zellen, zeigen aber kein abweichendes Verhalten gegenüber Reagentien: eine Verkorkung der Membranen wurde stets nur an den außen liegenden Zellen beobachtet. — Vielfach bemerkt man an älteren geschlossenen Wunden an frei in den Intercellularraum hineinragenden Zellen kleine kugelige oder halbkugelige Verdickungen, wie sie Mellinck für *Nymphaea* angibt und von anderen Autoren[2]) für andere Pflanzen beschrieben wurden. Diese Höckerchen sind keine Cellulosebildungen, sondern gehören der die Interzellularräume auskleidenden Substanz an. Das scheint mir daraus hervorzugehen, daß bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure eine dünne Lamelle mit den fraglichen Verdickungen am längsten erhalten bleibt; Versuche, mittels anderer Reagentien und Farbstofflösungen die Natur dieser Bildungen zu eruieren, hatten keinen Erfolg. An jungen Entwicklungsstadien fand ich keine Verdickungen, ebensowenig an so vorgeschrittenen Stadien, wie Fig. 4 zeigt, wo augenscheinlich die Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist. — Nach den mir vorliegenden Präparaten scheinen die Höckerchen nur dann aufzutreten, wenn die hypertrophierte Zelle frei in den Intercellularraum ragt und ihr Wachstum abgeschlossen hat.

Ähnliche Hypertrophien, wie die hier beschriebenen, kommen nach Sauvageau normalerweise in den Wurzeln von *Najas major* vor. Versuche, an *Hippuris* unter Ausschluß der Verwundung die Zellen zum Auswachsen zu veranlassen, führten bisher zu keinem Resultat.

[1]) Vergl. Küster l. c. p. 165 und die dort zit. Literat.

[2]) Literatur bei Küster l. c. p. 166.

[3]) Sur un cas de protoplasme intercellulaire. (Journ. d. Bot. II. 1888. p. 396 ff.)

# Über die Beziehungen der Anthocyanbildung zur Winterhärte der Pflanzen.

Von

**G. Tischler.**

In einer anregenden Studie hat Bitter[1]) vor kurzem auf das relativ häufige Vorkommen von „Dichroisten" bei den Blütenpflanzen hingewiesen und, wie schon vor ihm namentlich Korschinsky und de Vries, wahrscheinlich gemacht, daß wir es hier recht oft mit völlig samenbeständigen Rassen, mit „elementaren Arten" zu tun haben. Doch scheint bisher noch kein Fall beschrieben zu sein, wo die Rotfärbung für die Gesamtökologie der Pflanze von wesentlichem Nutzen geworden ist.[2]) Nur hat Bitter bemerkt, daß eine rotstenglige Rasse von *Xanthium italicum* Moretti „rascher wächst und eher zur Blüte und zur Fruchtreife gelangt als die grüne" und er beabsichtigt, diesem wachstumsfördernden Einfluß des roten Pigments auch bei anderen Pflanzen noch weiter nachzugehen.[3])

Bei meiner morphologisch-biologischen Bearbeitung der *Berberidaceen* in Englers Jahrbüchern[4]) habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß mir bei dem in den Heidelberger Schloßanlagen kultivierten Exemplare von *Nandina domestica* besonders auffiel,

---

[1]) Bitter, Dichroismus u. Pleochroismus als Rassencharaktere. (Festschrift z. P. Aschersons siebzigstem Geburtstage. Berlin 1904.)

[2]) Auch Buscalioni u. Pollacci haben in ihrem jüngst veröffentlichten großen Werke (Le antocianine e il loro significato biologico nelle piante. Atti dell' istituto botanico dell' Università di Pavia. II serie Vol. VIII. p. 135—511. Milano 1904), in dem mit bewunderungswürdigem Fleiße in 866 Nummern die Literatur aufgeführt ist, einen dem hier zu beschreibenden analogen Fall nicht angegeben.

[3]) Gerade das Gegenteil, daß nämlich die roten Varietäten langsamer als die grünen wachsen, glaubte übrigens Jumelle (cit. bei Busc. u. Poll. p. 215) gefunden zu haben. Griffon wies dann das Unrichtige dieser Anschauung nach.

[4]) Tischler, Die *Berberidaceen* und *Podophyllaceen*. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie (Habil. Schrift. Heidelberg). (Englers Jahrbücher. Bd. 31. 1902. p. 683—684.)

wie die Knospen und jungen Blätter der im Frühjahr neu austreibenden Zweige leuchtend rot gefärbt sind und dies vor allem im Jahre 1901 nach einem für uns ungewöhnlich strengen Winter der Fall war.

Ich habe damals die Bemerkung unterlassen, daß die Pflanze ursprünglich einer rotblättrigen Rasse angehört, daß aber eben durch die besonders große Kälte der zweiten Winterhälfte (das Minimum betrug im Januar (5) —11,5 °, Februar (21) —15,5 °, ja noch im März (27) —5,2 °[1]) der größte Teil der oberirdischen Äste abfror und die neu austreibenden zwar noch die blutroten jungen Triebe besaßen, im übrigen aber die Rotfärbung ihrer Blätter später verloren. Wir haben hier eben einen Fall von Atavismus vor uns, der auch sonst gerade häufig durch starke Fröste hervorgerufen wird.[2] Vollkommen ist dieser Rückschlag aber nicht, denn der grünen Rasse fehlt, wie ich erst viel später erfuhr, eine so intensive Anthocyanbildung während der Entwicklung durchaus. Übrigens zeigten auch die erwachsenen Teile doch noch überall Spuren von Rotfärbung.

*Nandina* ist eine in Japan endemische Pflanze, ein niedriger Strauch, der schon seit langer Zeit in Japan und China in den Gärten allgemein kultiviert wird. Der einheimische Name lautet „Nanten", und in dem bekannten gärtnerischen Buche: Honzō Zufu, das noch vor der Einführung der wissenschaftlichen Botanik in Japan verfaßt ist, haben wir 41 mit besonderen Namen bezeichnete „Varietäten" aufgeführt.[3] Um so wunderbarer ist es, daß in all den floristischen späteren wissenschaftlichen Aufzählungen der japanischen Pflanzen beginnend mit der des alten Thunberg 1784 bis zu denen von Franchet und Savatier 1875 und Tokutaro Ito u. Matsumura 1900 von einer solchen Formenmannigfaltigkeit niemals die Rede ist[4]. Es ist nun wohl auch fraglich, ja nicht einmal wahrscheinlich, daß auch nur der größte Teil von ihnen wirklich konstante Rassen darstellt. So wird dies nach de Vries[5] wohl nicht der Fall sein bei vielen „bunten" Formen. Aber bei einem Blick auf die Abbildungen und noch mehr bei Übersetzungen der — natürlich

---

[1]) Nach: Jahresberichte für Meteorologie und Hydrographie im Großherzogtum Baden.

[2]) Noch jüngst ist dieser Atavismus beschrieben worden von Hilbert. Über sprungweise Variation beziehungsweise Atavismus in der Pflanzenwelt. (Hier auch weitere Literatur.) (Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg. Bd. 42. 1901. p. 65.)

[3]) Einem meiner Zuhörer, Herrn Dr. Ginzo Uchida aus Tokyo, bin ich für seine liebenswürdige Übertragung der japanisch geschriebenen Namen in das lateinische Alphabet, sowie für kurz resumierende Angaben der Tafelerklärungen zu bestem Dank verpflichtet (Honzō Zufu. Abt. Sōmoku-Kinyō-Shū. Bd. 6. Teil 2. Blatt 13—18).

[4]) Dagegen sind im „Catalogus primarius" des „Fruticetum Vilmorinianum". Paris 1904 noch als besondere Rassen *N. d. tenuifolia* und *denudata major* und *minor* (ohne nähere Angaben unterschieden.

[5]) de Vries, die Mutationstheorie. Bd. I. p. 597. Leipzig 1901.

noch recht primitiv gehaltenen — Erklärungen fällt es doch auf, daß der Pleochroismus eine große Rolle spielt.

Debeaux[1]) gibt an, daß *Nandina* zwar noch in Shanghai, wo die Minimaltemperatur im Winter —13° C beträgt, gut fortkommt, aber nicht mehr in Tientsin z. B., da die hier nicht selten vorhandenen Kältegrade von —17 bis 19° nicht mehr ertragen werden können.

Bei einem Besuche der Gartenanlagen auf der Insel Mainau im Bodensee (Pfingsten 1903) hatte ich Gelegenheit, ein Exemplar von *Nandina* zu sehen, das zu einer rein grünen Rasse gehörte. Die jungen Knospen und Blätter waren nämlich nur schwach rosa angehaucht, die älteren Blätter alle rein grün. Das Merkwürdigste an diesem vermutlich dichroistischen Paar war aber jedenfalls das, daß, wie Herr Garteninspektor Nohl mir mitteilte, alle von ihm im Laufe der Zeit kultivierten rein grünen Exemplare, und das seien im ganzen schon 100 Stück zweijährige Pflanzen und 12 ältere Exemplare, die er aus Oberitalien bezogen hätte, nicht winterhart gewesen seien und eingegangen wären; das einzige von mir gesehene Exemplar könne auch nur durch starke Bedeckung im Winter erhalten werden.

Diese Auskunft stand im strikten Gegensatz zu unseren Heidelberger Erfahrungen. Trotz der mancherlei strengen Winter war vor 1901 unser Strauch nie erheblich vom Froste mitgenommen worden, wenn auch mitunter ein Teil der Äste erfror. Durch neu ausschlagende Triebe war der Verlust aber auch in diesem ungünstigen Jahre bald gedeckt, und häufig trägt der Strauch selbst Blüten und Früchte.

Die Minimal-Temperaturen für Mainau und Heidelberg sind dabei annähernd gleich. Um überhaupt einmal in einer botanischen Zeitschrift anzugeben, welches die niedrigsten Kältegrade in den beiden am günstigsten gelegenen größeren Gärten Deutschlands[2]) in den einzelnen Wintern sind, mögen folgende Zahlen genannt sein:[3])

vom Winter 97/98 bis zum Winter 02/03 waren sie für Heidelberg —8,1° (Dez.), —7,5° (März), **—11,7°** (Dez.), **—15,5°** (Febr.), —4,8° (Dez.), —10.5° (Dez.) und für Meersburg nahe bei Mainau: —7,6° (Febr.), —10,2° (Febr.), — **12,2°** (März), — **15,8°** (Jan.), —6,7° (Febr.), **—11,8°** (Jan.).

Bei einem Besuche der großen Baumschule in Plantières bei Metz zeigte mir Herr Jouin, der Verwalter der „Pépinière Si-

[1]) Debeaux. Contributions à la flore de la Chine. (Act. de la soc. Linnéenne de Bordeaux. Sér. 4 T. III. 1879. ref. B. Jahrb. 1879. II. p. 465.)

[2]) In beiden Gärten werden seit einer Reihe von Jahren Versuche über die Winterhärte, namentlich von immergrünen Hölzern angestellt; über die Erfahrungen aus Heidelberg siehe die jährl. Berichte der D. dendrologischen Gesellschaft von Pfitzer.

[3]) Jahresberichte für Meteorologie u. Hydrographie etc. Leider sind für die Insel Mainau selbst keine Angaben vorhanden. Ich habe daher die Zahlen aus dem unmittelbar daneben gelegenen Meersburg gesetzt. Für die Mainau dürften sich die Temperaturen noch ein wenig günstiger stellen.

mon Louis frères", ein Exemplar von *Nandina*, das selbst bis zu —18 ° C. ertragen hat. Dies gehörte auch wieder wie unser Heidelberger, der anthocyanreichen Rasse an! Auch fragte ich noch, um die Erfahrungen einer großen mittelfranzösischen Baumschule, in der winterharte *Nandinen* verkauft werden, mit unsern vergleichen zu können, bei Herrn Barbier in Orléans an und erhielt die liebenswürdig erteilte Antwort, daß alle von ihnen kultivierten *Nandinen* „les feuilles rougeâtres" hätten und dort winterhart wären.

Daß es sich bei den roten und grünen Formen der *Nandina* nicht nur um Standortsvarietäten handle, beweist außer den Angaben der Baumschulen auch noch ein Versuch, den Herr Nohl die Güte hatte auszuführen. Er berichtet darüber im Nov. 1904: „Ich habe mir dieses Frühjahr wieder drei *Nandina* schicken lassen und zwar diesmal aus Orléans, und die jungen Blätter dieser Pflanzen sind, ganz übereinstimmend mit Ihren Erfahrungen, noch jetzt (15. Novbr.) schön rot gefärbt, während bei meiner älteren Pflanze aus Italien die jüngsten Blattriebe grün, die halbentwickelten Blätter nur blaß rötlich sind."

Auch der etwa zu erhebende Einwand, daß die Decke im Winter bei der grünen Rasse nur die sonst vielleicht im Frühjahr eintretende Anthocyanbildung unterdrückt hielte, wird hinfällig, da mir Herr Nohl weiterhin schrieb: „Auf Ihre Anregung hin nahm ich dieses Frühjahr von der *Nandina* die Decke schon Mitte März weg, als von einem Triebe noch nichts zu sehen war; trotzdem bemerkte ich, daß die jungen Blätter nur leicht rötlich waren, als sie sich entfalteten[1]."

Nun war die grüne Rasse stets aus Italien bezogen worden. Daß aber auch hier wie in den übrigen Mittelmeerländern, wo die Pflanze kultiviert wird, es meist die rote Rasse ist, geht aus einem Briefe des Herrn Dr. Dieck-Zöschen hervor, der mir auf eine Anfrage berichtete, daß er sowohl in Sizilien, Spanien, Portugal wie auch in Tunis, Algier und Marokko sich nur entsinne, die rote Varietät gesehen zu haben. Also wir dürfen auch nicht etwa schließen, daß alle in Frankreich und Deutschland kultivierten Individuen infolge ihres nördlichen Standortes in ihren Organen besonders viel Anthocyan entwickelten, dagegen alle im Süden gewachsenen grün blieben. — Wir haben es vielmehr nach den übereinstimmenden Berichten der praktischen Botaniker mit zwei samenbeständigen Rassen zu tun, die sich aus „inneren Ursachen" als solche entwickelt haben, und von denen eben meist nur die rote Rasse kultiviert wird. Das Interessante und wie ich glaubte Neue unserer eben mitgeteilten Erfahrungen besteht nun darin, daß die eine — nämlich die pigmentreiche — mit dem Auftreten des Blattrotes gleichzeitig die Fähigkeit erworben hat, tiefere Temperaturen zu ertragen, als die andere, rein grün gebliebene.

[1]) Dies habe ich jetzt gleichfalls bei der grünen Rasse gesehen (April 1905).

Doch wenn auch eine Tatsache von der wissenschaftlichen Botanik noch nicht beachtet wurde, so pflegen häufig schon gärtnerische Praktiker damit völlig vertraut zu sein. Um nun vielleicht noch Analoga zu unserem Falle erfahren zu können, schrieb ich an zwei Botaniker, die als Leiter von großen Gärten häufig mit der Praxis in Berührung kommen, mit der Bitte um Auskunft; es waren dies Exz. Fischer v. Waldheim in St. Petersburg und der schon einmal genannte Herr Dr. Dieck, Besitzer des „National-Arboretums" in Zöschen bei Merseburg. Beiden Herren bin ich für die liebenswürdig erteilte Antwort zu großem Danke verpflichtet. Der erstere schrieb:

„Über die Widerstandsfähigkeit gegen Winterkälte von der Blutbuche — *Fagus sylvatica atropurpurea* ist mir von glaubwürdiger Seite mitgeteilt worden, daß dieselbe in der Nähe der Stadt Reval im Park zu Schloß Fall prächtig gedeiht, wo große, sehr alte Exemplare stehen, während die typische grüne Art die Winter dort nicht aushält. Ein ähnlicher Fall mit der Blutbuche ist in Dorpat, wo im Garten des „Handwerker-Vereins" ein 4—5 Meter hohes Exemplar steht, vor länger als 30 Jahren angepflanzt ist und üppig gedeiht, während die Anpflanzungsversuche mit der gewöhnlichen Art immer mißglückten und die Exemplare bis auf die Schneedecke zurückfroren."

Herr Dr. Dieck schrieb mir folgendes:

„Daß rote Varietäten härter sind als grüne Stammformen, kommt auch anderweit vor. So ist z. B. der rote *Acer polymorphum* bei mir absolut hart und erträgt selbst —25 ⁰ R. (also 31¼ ⁰ C), während die grünen Varietäten schon bei ca. 20 ⁰ R. (also 25 ⁰ C) zurückfrieren. Vielleicht ermöglicht die starke Ablagerung roten Farbstoffes in meinem *Malus Niedzwetzkyana* gleichfalls, daß er im westlichen Sibirien noch hoch hinauf sich wild vorfindet. Auch *Prunus Pissardi*, die rote Form des *Prunus cerasifera* aus Persien ist bei Petersburg noch hart. Die roten Pfirsiche habe ich hier auch noch nicht abfrieren sehen. Endlich ist es eine mit rötlichen Trieben und Blättern versehene *Rubus*art, *R. Melanolasius*, die in Brit. Nordamerika von allen *Rubus*-Arten am weitesten nach Norden geht."

Zu den letzten Ausführungen wäre noch zu bemerken, daß Wulff[1]) ganz allgemein bei Pflanzen der Polarländer, Kerner v. Marilaun[2]) bei solchen der Alpengipfel ein häufiges Auftreten von Anthocyan konstatiert hat. Wir kommen darauf noch weiter unten zurück.

Herr Prof. Saposhnikov, Direktor des botanischen Gartens der Universität Tomsk, war außerdem so freundlich, auf eine diesbezügliche Anfrage mir mitzuteilen, daß er noch keine Er-

---

[1]) Wulff. Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen. Lund 1902. cit. Küster. Pathologische Pflanzenanatomie. p. 58. Jena 1903.

[2]) Kerner v. Marilaun. Pflanzenleben. Bd. I. p. 364 — 365 Leipzig 1888.

fahrungen in bezug des Aushaltens roter Rassen im Winter habe, doch wolle er auf meine Anregung hin Versuche darüber anstellen. Hier liegen offenbar sehr günstige klimatische Verhältnisse für unsere Frage vor, wie aus folgender Stelle des Briefes von Herrn Prof. Saposhnikov hervorgeht: „Wir haben in Sibirien überhaupt sehr wenige Laubhölzer, nur Birken, Pappeln u. Weiden. Breitblättrige Baumformen, welche im botanischen Garten akklimatisiert sind, gehen sehr schlecht fort; *Acer-* und *Ulmus*-Formen frieren z. B. jeden Winter ab." Ein günstiges Versuchsobjekt wäre vielleicht *Acer platanoides* resp. dessen rote Rasse *Acer Schwedleri* (von welcher Heidelberger Samen nach Tomsk geschickt sind); beide sind in St. Petersburg noch winterhart.

Ich glaube, es ist somit unzweifelhaft festgestellt, daß zum mindesten in einigen Fällen die „rote Varietät" winterhärter ist als die „grüne." (Ich wage nach den wenigen Beispielen allerdings nicht zu behaupten, daß dies allgemein zutrifft.) Diese Tatsache ist von erheblichem pflanzengeographischen Interesse, ebenso wie sie für die Lehre von dem Entstehen neuer Arten Wichtigkeit erhält. Nehmen wir mit de Vries an, daß die roten samenbeständigen, elementaren Arten wohl auf dem Wege der Mutation entstanden sind, so fällt der etwa als möglich anzusehende Satz: Die Pflanzen hätten sich durch das Hervorbringen von rotem Pigment dem Klima „angepaßt", von selbst. Daß mitunter der Standort Rotfärbung hervorrufen kann, werden wir besonders bei Besprechung der Kerner'schen Versuche sehen; doch sind die auf solche Weise entstandenen Arten nicht samenbeständig und haben nichts mit unseren zu tun. Wir bleiben vielmehr dabei, daß aus uns zunächst „unerklärlichen" Gründen einmal oder öfter sich „mit einem Sprunge" die Fähigkeit der Rotfärbung in allen oberirdischen Teilen eingestellt habe; daß die roten Formen den grünen gegenüber im Vorteil sind, was Ertragen von tiefen Temperaturen anlangt, wird dann erst sekundär von Bedeutung. De Vries betont noch ganz ausdrücklich,[1] daß durch Akklimatisation allein wohl keine neuen elementaren Arten hervorgegangen seien.

Die Frage, die sich für uns nun ergibt, wie hängt das Auftreten von Anthocyan und das Ertragen tieferer Temperaturen miteinander zusammen, ist durchaus nicht einfach zu lösen. Wir hätten dabei folgende beiden Möglichkeiten zu erwägen.

Entweder kann das Anthocyan direkt auf die Frosthärte einwirken (etwa als Schutz gegen die Kälte oder auch zu intensive Beleuchtung), oder es wird zugleich mit der Rotfärbung der Organe eine andere Ausbildung oder Verteilung der Nährstoffe hervorgerufen und dies ist dann der für unsere Frage bedeutsame Faktor.

[1]) l. c. I. p. 71.

Die über das Anthocyan handelnden Arbeiten sind in dem sehr verdienstvollen Werke von Buscalioni und Pollacci[1]) vor kurzem erst zusammengefaßt. Außerdem lehren uns auch einige Handbücher[2]) der letzten Jahre die Wichtigkeit und Bedeutung der Rotfärbung kennen. Allerdings ist noch nirgends eine befriedigende Erklärung gegeben worden und, wie ich gleich vorwegnehmen will, sollen auch in vorliegender Abhandlung zunächst nur die bislang gefundenen Resultate sine ira et studio beleuchtet werden.

Darf man also, um nun mit unseren Erwägungen zu beginnen, das Anthocyan als direkten Schutz gegen die Kälte auffassen? Stahl[3]) hat bekanntlich gezeigt, daß das rote Pigment die Fähigkeit besitzt, die einfallenden Licht- in Wärmestrahlen umzusetzen. Aber ein dauernder Wärmeschutz kann damit nicht verbunden sein, da der erhöhten Absorption von Wärmestrahlen auch eine gesteigerte Emission entspricht.

Nun könnte man aber meinen, daß in den anthocyanreichen Zellen eben durch den gelösten Farbstoff ein erhöhter osmotischer Druck herorgerufen wird, der gegen die niederen Temperaturen schützend wirkt. Eine solche Vermutung ist auch[4]) ausgesprochen worden. Aber einmal würde dies gerade nach den Ausführungen von Mez[5]) eher schaden als nützen und dann wissen wir aus Pfeffers Pflanzenphysiologie[6]), daß selbst eine starke Erhöhung der Turgeszenz der Zellen nur eine minimale Herunterdrückung des Gefrierpunktes veranlaßt. Schon die Erfahrungen von Buscalioni und Pollacci[7]) sprechen dabei kaum für eine nennenswerte Erhöhung des osmotischen Druckes. Auch ich kann gleiches für *Nandina* anführen. Versetzte ich dünne Blattquerschnitte in eine 2,5 % $KNO_3$-Lösung, so sah ich allerdings, daß dabei die Schwammparenchymzellen bereits plasmolysiert wurden, bei den das rote Pigment führenden Palisadenzellen dagegen noch keine Plasmolyse erfolgte; diese trat vielmehr erst bei 3 % Lösung ein. Aber einmal ist diese Konzentrationserhöhung des Zellsaftes in letzteren recht unbedeutend und dann sah

---

[1]) l. c.

[2]) Kohl, Untersuchungen über das Carotin. Leipzig 1902. Küster. l. c. p. 38, 58; Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. 1. p. 78 ff. Leipzig 1904; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. p. 108. Leipzig 1904; Czapek. Biochemie der Pflanzen. I. p. 468. Jena 1905.

[3]) Stahl, Über bunte Laubblätter. (Ann. du Jard. bot. du Buitenzorg. Vol. XIII. 1896.)

[4]) Busc. u. Poll. l. c. p. 209: „Forse con più ragione si può ammettere col Göppert, che l'antocianina abbia lo scopo di abbassare il punto di congelazione.“

[5]) Mez, Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. (Flora. Bd. 94. 1905.)

[6]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. p. 313. Leipzig 1904.

[7]) Busc. u. Poll. l. c. p. 387. Denn daß in den roten Zellen „il coefficiente osmotico presenta un valore alquanto (v. m. gesp.) più elevato“ als in den anthocyanarmen, besagt natürlich nicht viel.

ich auch, daß bestimmte anthocyanerfüllte Zellen des Schwammgewebes in der Nähe der Gefäßbündel bei 2,5 % schon Plasmolyse zeigten.

Wenn das Anthocyan demnach ohne Bedeutung als Kälteschutz ist, so hat man doch daran gedacht, daß es einen Schirm gegen allzu intensives Licht abgeben könne. So glaubte wenigstens Kerner v. Marilaun[1]) seine Funde erklären zu dürfen, daß von all den Tieflandpflanzen, die er in seinem Alpengarten in einer Höhe von 2195 m kultivierte, nur diejenigen gut fortkamen, die hier Rotfärbung annahmen, (z. B. *Satureja* im Gegensatz zu *Linum*). Und für diese Lichtschirmtheorie ist sodann noch namentlich Kny[2]) eingetreten.

Doch mußte diese Theorie fallen, seitdem Engelmann[3]) gezeigt hat, daß gerade die für die Assimilation wesentlichen Strahlen ungehindert das Anthocyan passieren und die absorbierten Strahlen umgekehrt ohne wesentliche Bedeutung für die Photosynthese sind. Neuerdings neigen allerdings sowohl Berthold[4]) als auch Buscaliom u. Pollacci[5]) dazu, sie für einen gewissen Umfang wenigstens bestehen zu lassen. Und die Angaben von Müller-Thurgau[6]), daß starke Besonnung im Winter von Nachteil für die Pflanzen ist, sind wie ähnlich lautende Beobachtungen vieler Praktiker wohl auch noch nicht genügend gewürdigt.

Aber das Résumé der beiden italienischen Autoren auf pag. 277 ihres Werkes, daß das Anthocyan „avrebbe in certi casi indubbiamente[7]) la funzione di proteggere, a guisa di schermo o di filtro colorato, i cloroplasti da un'eccessiva radiazione“ ist jedenfalls z. Zt. noch unberechtigt.

Dabei bleibt doch die Tatsache durchaus bestehen, daß speziell niedere Temperaturen[8]) und Licht die Anthocyanbildung hervorzurufen vermögen oder doch wenigstens Stoffe, die ihrerseits das Entstehen des Pigments bedingen. Aber diese Regel gilt nicht ausnahmslos. Unter gewissen Umständen können gerade hohe Temperaturen das Auftreten des Anthocyans begünstigen[9]). Ferner sah Zopf[10]) in den lebenslang dem Licht entzogenen Wurzeln von *Parietaria diffusa* den roten Farbstoff

---

[1]) Kerner v. Marilaun, l. c. p. 364—365.

[2]) Kny, Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans. (Atti del Congr. bot. internaz. 1892).

[3]) Engelmann, cit. bei Stahl l. c. p. 149—150.

[4]) Berthold, l. c. II. p. 83.

[5]) Busc. u. Poll., l. c. p. 205—206.

[6]) Müller-Thurgau, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. II. Tl. (Landw. Jahrb. Bd. 15. 1886. p. 510—512.)

[7]) gesperrt von mir.

[8]) Wir brauchen nur an die bekannte Rotfärbung vieler immergrüner Blätter im Winter zu denken!

[9]) Busc. u. Poll., l. c. p. 210—211.

[10]) Zopf, Über die Gerbstoff- und Anthocyanbehälter der *Fumariaceen*. (Bibl. botan. Bd. I. 1886. Heft 2. p. 29.)

erscheinen; gleiches gilt für *Beta vulgaris*. Und Berthold[1]) erwähnt, daß die Blattscheiden von *Zea Mays* „eine quer oder vielmehr schräg verlaufende Bänderung" erkennen lassen, „die den bei Tage und Nacht entstandenen Zuwachszonen entspricht. Die bei Nacht hervorgetretenen haben dauernd mehr Farbstoff" [2]).

Da wir somit nicht den Nutzen uns erklären können, welchen das Anthocyan an sich für die Winterhärte der Pflanzen hat, so hätten wir die zweite oben ausgesprochene Möglichkeit zu erwägen. Finden sich in den roten und grünen Rassen etwa Verschiedenheiten in der Verteilung der Nährstoffe? Zu diesem Zwecke wollen wir bei den vier Dichroistenpaaren, die mir von den vorher genannten hier in Heidelberg zur Verfügung standen, nämlich *Prunus cerasifera*, *Acer palmatum (= A. polymorphum)*, *Fagus silvatica* und endlich *Nandina domestica*, genauere Untersuchungen vornehmen, wie in der kritischen Zeit, also im Winter, die Nährstoffe in Zweigen und Winterknospen verteilt sind. Solche Forschungen haben schon A. Fischer[3]), namentlich aber Berthold[4]) und seine Schüler für eine Reihe von Pflanzen angestellt. Im Gegensatz zu ihnen kommt es uns nicht auf die Unterschiede an, die in den einzelnen Jahreszeiten dabei vorhanden sind. sondern gerade nur auf die Verteilung im Winter.

Es wurden stets nach Möglichkeit gleich starke und gleich alte (ein- oder zweijährige) Zweige miteinander verglichen, die Schnitte dabei etwa aus der Mitte der Internodien, nicht weit von der Spitze des Triebes entfernt. aber nie unmittelbar an dieser selbst und schon immer weit im ausgewachsenen Gewebe genommen. Weiterhin muß ich hier noch bemerken, daß ich mich auf Konstatierung des Vorkommens von Stärke, Zucker, Gerbstoff und Fett, wie genannte Autoren, beschränkte. Für diese kennen wir ja bereits vorzügliche mikrochemische Nachweis-Methoden[5]).

### 1. *Prunus cerasifera* u. *Pr. Pissardi*.

Der Stamm besitzt unter der Korkschicht ein Rindenparenchym, dessen äußerste Zellreihen mit Chlorophyllkörnern versehen sind. Den folgenden fehlen diese; hier fallen aber beträchtliche Mengen von Kalkoxalatdrusen auf; das Gewebe ist

---

[1]) Berthold. l. c. II. p. 12. Siehe auch namentlich die Angaben auf p. 190, sowie Pfeffer. l. c. Bd. I. p. 497.

[2]) Hier wäre auch noch daran zu denken, daß vielleicht doch am Tage gewisse chromogene Substanzen in den betreffenden Organen erworben werden. Siehe dafür Beispiele bei Buscalioni u. Pollacci, p. 202 ff.

[3]) Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 22. 1891.)

[4]) l. c. Bd. I. II.

[5]) Jod, Kupfersulfat und kochende Kalilauge (freilich sollen, wie neuerdings angegeben wird, die damit erhaltenen Resultate nicht eindeutig sein), $K_2Cr_2O_7$ und Alkanna-Tinktur.

ziemlich locker. Auf die Gefäßbündelzone folgt ein Mark mit deutlicher Differenzierung einer besonderen „Markgrenze".

Stärke fehlt der ganzen äußeren Rinde im Winter, nur hier und da sieht man größere und kleinere Körnchen in geringer Zahl. Dagegen sind die Markstrahlen und die Markgrenze sehr stärkereich, während das Markinnere sich nicht mit Stärke angefüllt hat. Nur einmal sah ich dicht unterhalb einer Winterknospe die Speicherung auch etwas weiter nach innen vorgeschritten. (Merkwürdigerweise fehlte mehrjährigen Ästen die Stärke zuweilen auch an der Markgrenze.) — In den Holzzellen findet sich gewöhnlich keine Stärke, außer in den an die Markgrenze anschließenden Partien, die allerdings meist ganz angefüllt waren.

Zucker wurde ziemlich viel in der äußeren Rinde gefunden, ebenso in den Markstrahlen und in dem Holze; dagegen fehlte er völlig dem Mark.

Gerbstoff war ungewöhnlich viel in der äußeren Rinde. Eisenchlorid färbte sie insgesamt tiefschwarz, mit Kaliumbichromat war die Verteilung des Tannins besser zu sehen. Markstrahlen und -Grenze wiesen gleichfalls viel Gerbstoff auf, während im Markinnern nur wenige bestimmte Zellen solchen enthielten.

Fett fehlte der Rinde und den Markstrahlen fast völlig; nur das Plasma wurde mit Alkanna-Tinktur schmutzig-rot gefärbt. Im Marke zeigten sich dagegen winzige Tröpfchen in dem charakterischen Hellrot.

Auch von den Winterknospen will ich kurzgehaltene Angaben machen. Auf eine Reihe Tegmente folgen die jungen Blattanlagen. Stärke findet sich im Dezember sowohl in den Deckblättern als auch — nicht übermäßig viel — etwas unterhalb des Vegetationskegels, ebenso neben den gerade angelegten Gefäßbündelsträngen, die in die jungen Blätter hineingehen. Zucker sah ich etwas in den innersten Tegmenten, auch stellenweite in den Laubblättern, immer aber nur wenig. Gerbstoff ist besonders viel in der Epidermis sowie in vielen Mesophyllzellen der Knospenschuppen enthalten, findet sich aber auch in den jungen Blättern, vorzugsweise in der Epidermis und neben den Gefäßbündeln. Fett sah ich in winzigen Tröpfchen etwas mehr dicht unterhalb des Vegetationspunktes, sonst nur spurenweise. Die Verteilung des Kalkoxalates interessiert uns nicht besonders für unsere Frage, trotzdem mag hervorgehoben werden, daß, abgesehen von dem „Oxalatnest" A. Fischers, in den Tegmenten recht viel Drusen abgelagert waren.

*Prunus Pissardi* unterscheidet sich anatomisch nicht von der grünen Rasse. Nur führen auch in den Zweigen die äußersten Schichten Anthocyan und darauf folgen noch ein bis zwei mit einem nur gelblich gefärbten Zellsaft.

Die Verteilung der Nährstoffe war im wesentlichen die gleiche. Aber ich fand die Stärke im Mark ausnahmslos auf die Markgrenze beschränkt, hier fehlte sie in den von mir ge-

sehenen Schnitten dann aber niemals. Vor allem fiel mir auf, daß erheblich mehr Fetttröpfchen und auch viel größere in den Zellen des Markes lagen; auch war das Rindenplasma mit Alkannin dunkler gefärbt. (Ich halte es nicht für überflüssig, zu bemerken, daß das Material von beiden Rassen gleiche Zeit in der gleichen gesättigten Alkannin-Lösung gelegen hatte.)

Bei den Winterknospen trat als Unterschied gegen vorige nur die reichlichere Ausbildung von Anthocyan in den Tegmenten hervor; auch die jungen Blätter- und Blütenanlagen hatten gewisse pigmentreiche Zellen. Zu bemerken ist vielleicht noch besonders, daß der Tanningehalt in beiden Rassen annähernd derselbe war.

### 2. *Acer palmatum (polymorphum).*

Schon Berthold[1]) hat über *Acer Pseudoplatanus* ausführlich berichtet, worauf ich zum Vergleiche mit unserer Art verweisen will.

Korkbildung fehlte noch den von mir untersuchten Zweigen: auf eine mit dicker Cuticula versehene Epidermis folgten einige Schichten Collenchym, das dann in gewöhnliches Rindenparenchym überging. Vor dem Phloëm befinden sich mächtige Sklerenchymfaserbeläge. Das Mark zeigt eine schön abgesonderte Markgrenze; außerdem fallen gewisse stärker verdickte mit reichem Inhalt versehene Zellen in ihm auf, die es meist in unregelmäßigen Strängen durchsetzen.

Im Gegensatz zu *Prunus* fand ich regelmäßig in den alleräußersten Zellschichten Stärke angehäuft. Diese war auch nicht verschwunden, als am 1. und 2. Januar eine sehr starke Kälte plötzlich einsetzte (Minimum ca. — 15° C.!). Dagegen fand sich im übrigen Parenchym nur ganz gelegentlich ein Stärkekorn vor. Markstrahlen, Markgrenze sowie die eben näher bezeichneten stärker verdickten Zellen des Markinnern waren in ziemlicher Menge mit Amylum erfüllt. Auch führten einige Ersatzfasern des Holzes Stärke, aber niemals besonders viel.

Zucker wurde nur wenig konstatiert; er fand sich in der Rinde, etwas mehr in Holz und Markstrahlen in geringem Maße und wechselnder Verteilung.

Gerbstoff war leicht in der Rinde in ziemlicher Quantität nachzuweisen, auch Markstrahlen, Markgrenze und die stärkeführenden Zellen im Marke ließen mit $K_2Cr_2O_7$ gut Tanninreaktion erkennen.

Fett endlich wurde nach 15stündigem Einlegen der zuvor gespaltenen Zweigstücke in konz. Alkanninlösung in meist winzig kleinen, manchmal auch ein wenig größeren Tröpfchen allenthalben im Mark gesehen. Auch manche Holzzellen führten etwas Fett. Sonst schien es ganz zu fehlen.

---

[1]) Berthold, l. c. I. p. 102 ff., p. 111 ff.

Von den Winterknospen wäre zu erwähnen, daß Stärke unterhalb des Vegetationskegels und längs den Nerven der jungen Blätter abgelagert war, Gerbstoff desgleichen in Mengen in der Epidermis der Knospenschuppen, aber auch sonst im Mesophyll, oft in Reihen von Zellen, auch unter dem Vegetationskegel in der Nähe des „Oxalatnestes". Fetttröpfchen sah ich — sie schienen hier ohne große Bedeutung — in den Tegmenten, auch sonst spurenweise, dagegen wieder mehr am Vegetationspunkte. Merkwürdig war mir nur, daß in den Haaren, die die jungen Blätter zum Schutze in großer Menge umgeben, ziemlich reichliche Fetteinlagerungen vorhanden sind. Auch Zucker wurde nur hier und da konstatiert[1]).

Die rote Rasse zeigte natürlich im großen und ganzen ein ähnliches Verhalten in der Verteilung der angegebenen Nährstoffe, aber es machte den Eindruck, als ob die Ernährung eine bessere gewesen war, denn die Reservestoffe, vor allem die Stärke, waren in größerer Menge vorhanden. Was letztere angeht, so wiesen namentlich die Ersatzfasern des Holzes viel mehr von ihr auf; auch im Marke war die Stärkeansammlung eine reichlichere.

Epidermis und die äußersten Collenchymschichten führten hier wieder, wie auch die rote Rasse von *Prunus*, Anthocyan; die Stärkequantität dieser Zellen war gleich der in den entsprechenden der grünen Varietät.

Bei den Winterknospen wäre nur etwa hervorzuheben, daß sich in den Tegmenten viel rotes Pigment, namentlich in deren Epidermis abgelagert findet.

### 3. *Fagus silvatica.*

Die beiden Rassen der Buche konnte ich um den 10. Januar untersuchen. Es ist bekannt, daß die Blutbuche häufig Äste ausbildet, die mehr oder weniger rein grün sind. Ebenso soll oft aus den Samen die grüne Rasse hervorgehen; doch spricht de Vries[2]) die Vermutung aus, daß dies Resultat vielleicht durch unbeabsichtigte Kreuzung mit Pollen von der grünen Form erzielt sein könne.

Ich wählte natürlich Zweige von möglichst rein roten Formen. Trotzdem sah ich nicht, daß, wie bei *Prunus* und *Acer*, die äußersten Zellschichten Anthocyan führten.

Über den anatomischen Bau der Buche finden wir ausführliche Angaben bei de Bary[1]).

Stärke war ziemlich viel im ganzen Marke, das aus gleichförmigen Zellen besteht, ebenso in den Markstrahlen und den

[1]) Siehe dagegen Berthold, l. c. I. p. 107 für *Acer pseudoplatanus*: Zucker reichlich im oberen Teile der Knospenschuppen. — Für diesen Ahorn findet sich eine detailliertere Beschreibung des Verhaltens der Winterknospen in Bd. II. p. 212—213.

[2]) de Vries, l. c. I. p. 139.

[3]) de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Ersatzfasern des Holzes. Der Rinde schien sie völlig zu fehlen.

Zucker konnte ich sehr viel in der Rinde und dem Phloëm, weniger im Holze nachweisen, im Marke nur in etwas größeren Quantitäten an der Markgrenze.

Gerbstoff lag viel in der äußeren Rinde, den Markstrahlen und im Marke. Dabei konnte man hier gut sehen, daß gerade in denselben Zellen davon viel angesammelt ist, in welchen auch viel Stärke war. In meist ziemlich geringem Maße und nur stellenweise hatte die Tanninreaktion in den Ersatzfasern des Holzes Erfolg.

Was das Fett anlangt, so wurden zwar durch Alkannin im Plasma der Mark- und Rinden-Zellen winzig kleine Tröpfchen in großer Menge gefärbt, doch waren diese nur schmutzig rot, hatten also nicht die typische Fettfarbe wie z. B. bei *Prunus Pissardi*. Die fettähnlichen Substanzen, die so das Plasma durchsetzen, sah ich häufig in solcher Menge, daß z. B. in den stärkeführenden Zellen die Stärkekörner in den Maschen eines rotkörnigen Gerüstes zu liegen schienen.

Von den Winterknospen wäre als auffällig die große Zahl von Tegmenten hervorzuheben, deren Zellen fast ohne jeden Inhalt sind. Sie kommen für die Nahrungsspeicherung somit gar nicht, vielmehr nur für den Schutz der jungen Blätter in Betracht. Von Inhaltsstoffen fielen nur Kalkoxalatkrystalle auf.

Wie auch bei den anderen der untersuchten Winterknospen findet sich Stärke wieder ziemlich viel ein Stück unterhalb des Vegetationspunktes, oft zusammen mit Oxalatdrusen in derselben Zelle; ebenso wie in den allerinnersten Tegmenten (nur sehr wenig) und etwas in den Blattanlagen. Die Blätter sind übrigens durch ungewöhnlich viele Haare geschützt, so daß sie von außen starken Sammetglanz aufweisen. Zucker war kaum vorhanden, merkwürdigerweise erhielt ich regelmäßig kleine $Cu_2O$-Kryställchen in den Haaren nahe ihrer Basis; gerbstoffführende Zellen sah ich stellenweise in den jungen Blättern. Fett wie bei den vorigen beiden Arten.

Bei der roten Rasse fällt wieder auf, daß erheblich mehr Stärke im Marke angesammelt ist als bei der grünen. Die Zellen strotzten förmlich davon. Mit Jod erhielt man meist eine fast gleichmäßige schwarze Färbung. Dabei war der Unterschied so stark ausgeprägt, trotzdem ich natürlich Sorge trug, von der grünen Rasse Zweige zu nehmen, die unter möglichst guten Belichtungsverhältnissen gewachsen waren.

Von der Verteilung der übrigen Nährstoffe in Stamm oder Winterknospe wäre nichts zu erwähnen. Auf die Tatsache, daß einzelne Zellen der Rinde ganz auffallend viel Zucker enthalten, darf man nicht viel Gewicht legen, weil die Mengen überhaupt sehr unregelmäßig sind.

Jetzt wollen wir endlich zu der Pflanze übergehen, die unseren Ausgangspunkt bildete, nämlich zu

4. *Nandina domestica.*

Leider sind, wie wir gleich sehen werden, die Untersuchungen hier nicht lückenlos[1]). Mir standen zur Verfügung:

a) grüne Rasse (von Pallanza),
b) ehemals rote, durch Abfrieren der früheren Zweige und Wiederausschlagen grün gewordene Rasse (von Heidelberg).
c) rote Rasse (von Orléans),
d) rote Rasse (von Pallanza).

Gleich von der grünen Rasse von Pallanza konnte ich den Stamm nicht auf die Verteilung der Nährstoffe untersuchen, da an dem einzigen Exemplare nur ein Hauptstamm ohne jede Seitenzweige war, den ich nicht opfern wollte.

Die Blätter waren rein grün, mit nur stellenweise rötlichem Tone. Eine mikroskopische Untersuchung ergab, daß nur wenig anthocyanführende Epidermiszellen vorhanden waren. Den Palisaden fehlte dagegen der rote Farbstoff. Die Assimilation ist im Winter nur sehr gering und die Nährstoffverteilung im Stamm muß bei Eintritt der kalten Jahreszeit ziemlich beendigt sein. Wenigstens zeigten mir die Blätter, die ich auf das Vorhandensein von Stärke untersuchte, nachdem ich den Chlorophyllfarbstoff durch Alkohol ausgezogen und sie dann für ca. 15 Stunden in eine Jodlösung getan hatte, nur ganz vereinzelte Körner, gleichgültig ob ich die Blätter am Mittage oder in den späteren Nachmittagsstunden einlegte. Auch Zucker wurde nur spurenweise gesehen, etwas reichlicher nur um die Gefäßbündel und in den Schließzellen der Spaltöffnungen. Dagegen fand sich Gerbstoff in ziemlich viel Palisaden- und Epidermiszellen; dabei waren die Nachbarzellen oft ohne Tannin. Von dem Schwammparenchym fielen nur wenige Zellen durch ihren Gerbstoffreichtum auf.

In den starken, äußerlich wie Seitenzweige aussehenden Blattstielen, fand ich ziemlich viel Zucker im Marke, Stärke nur wenig an der Markgrenze.

Unsere Heidelberger *Nandina* aus den Schloßanlagen zeigte an starken Seitenzweigen Mitte Dezember bestenfalls in allen Zellen des homogenen Markes etwas Stärke, die aber nie das ganze Lumen erfüllte; auch in den Markstrahlen war ihre Menge nicht sehr groß, in dem Holze fehlte sie beinahe ganz. In einem anderen Falle mangelte die Stärke fast völlig, dafür war überall auch im Marke sehr reichlich Zucker, d. h. die Verhältnisse lagen hier ganz ähnlich und dieser Zweig entsprach physiologisch dem vorhin geschilderten Blattstiele. Sonst, wenn nämlich Stärke im Marke war, wurde Zucker in geringeren Mengen nur im Holz, in den Markstrahlen, etwas mehr in der äußeren

[1]) Vielleicht kann ich in einigen Jahren auf die Erfahrungen, die wir mit den erst im letzten Sommer und Herbst bezogenen Pflanzen machen werden, zurückkommen. Bezüglich des genauen anatomischen Verhaltens s. Citerne, Berbéridées et Erythrospermées. Thèse. Paris 1892.

Rinde nachgewiesen. Mehr Zucker fand sich auch hier wieder in den Blattstielen.

Sodann existieren in der äußeren Rinde bestimmte stark tanninhaltige Zellen, vor allem in der Fortsetzung der Markstrahlen im Phloëm. Fett war nur spurenweise in Holz und Mark.

Die Blätter unterschieden sich, soweit ich sah, nur in der Dicke von der grünen Rasse aus Pallanza. Die Maße folgen im Zusammenhange weiter unten. Anthocyanführende Zellen traten etwas reichlicher auf als bei jener, fanden sich insbesondere auch unter dem Palisadengewebe.

Ein starker Unterschied macht sich, wie wir schon am Eingange dieser Arbeit sahen, dagegen im Frühjahr beim Austreiben der Knospen bemerkbar. Die jungen Triebe sind ganz dunkelrot gefärbt, während die der reingrünen Rasse nur blaß rötlich sind. Ich darf vielleicht gleich hier anführen, daß, wenn in dem Auftreten des Anthocyans eine Schutzvorrichtung zu sehen ist, diese bei der Entfaltung der sehr empfindlichen jungen Blättchen von *Nandina* sehr am Platze wäre. Die Minimal-Temperaturen im April, in welchem Monate die Knospen gewöhnlich austreiben, waren nämlich[1]) für die Jahre 1896—1903 — 2,0, — 0,2, — 0,2, — 0,2, — 3,5, + 0,3, + 0,3, — 0,5° C., somit nicht immer sehr günstige. Speziell für das Blatt, dessen auffallend lange Entfaltungsdauer ich früher[2]) beschrieb (20. IV. — 13. V.), sind noch die Daten von Interesse, daß am 19. April eine Minimum-Temperatur von + 0,3°, am 5. Mai noch von + 5° C. war. In diesem Zusammenhange darf auch eine Notiz bei Buscalioni u. Pollacci[3]) genannt werden: „Secondo il Mez, l'arrossamento di molte germoglie nati un po' presto, dipenderebbe appunto dal trovarsi le piante in cattive condizioni di esistenza, poichè le gemme che si aprono in primavera avanzata, non passano più per un periodo antocianino". Hier sieht man also direkt, daß, wenn wegen der Temperatur ein „Schutz" der Knospen nicht mehr nötig ist, auch eine Rotfärbung unterbleibt! —

Bei der roten *Nandina* von Orléans zeigte mir ein Schnitt durch einen jungen Zweig, daß namentlich die Stärkeansammlung im Stamme eine viel beträchtlichere ist als bei der grün gewordenen Heidelberger: Mark und Strahlen waren ganz vollgestopft damit; auch die Holzfasern enthielten viel Amylum. Leider stand mir ein anderer Zweig zur Untersuchung nicht mehr zur Verfügung und es ist wohl nicht wahrscheinlich, daß ein so starker Unterschied wie in meinen zum Vergleich herangezogenen Trieben überall zu konstatieren sein wird. Aber nach den Erfahrungen, die wir bei den drei anderen hier durchgenommenen Dichroisten gewannen, meine ich doch, mit einer gewissen Berechtigung auch hier ganz allgemein sagen zu

[1]) Jahresbericht f. Meteorologie etc. l. c.

[2]) l. c. p. 684.

[3]) Busc. u. Poll., l. c. p. 266.

dürfen, daß die rein rote Rasse eine bessere Anhäufung von Reservestoffen im Winter zeigt. Für die übrigen Inhaltsbestandteile vermag ich keine Unterschiede gegen die vorige anzugeben, außer daß Zucker im Marke fehlte. Doch sahen wir ja schon oben, daß wir den zuckerreichen Zweig nicht einfach mit anderen vergleichen können.

Die Blätter hatten von den untersuchten Stoffen am meisten Tannin, wie auch vorhin die grünen. Fast alle Palisadenzellen waren zudem hier mit Anthocyan erfüllt (nur selten finden sich einige pigmentfreie darunter), ebenso ein großer Teil der beiderseitigen Epidermen und bestimmte um die Gefäßbündel angeordnete Zellen des Schwammgewebes. Das Vorkommen von Tannin und Anthocyan deckt sich aber nicht ganz miteinander, insofern, als in einem nicht geringen Teile des Schwammparenchyms mit $K_2Cr_2O_7$ gleichfalls der typische Niederschlag entstand.

Durch Einlegen in Jod überzeugte ich mich auch hier, daß im Winter die Assimilation des Blattes für die Ernährung der Pflanze nicht von großem Werte sein kann.

Die rote *Nandina* von Pallanza ergab in den Blättern keine Unterschiede gegen die von Orléans bezogene Pflanze. Den Stamm konnte ich leider nicht näher untersuchen.

Zum Schluß seien noch einige Angaben über die Dickenverhältnisse der Blätter gegeben, die uns zeigen werden, daß auch hierin sich die zartere Konstitution namentlich der grünen italienischen *Nandina* besonders ausprägt. Ich hatte früher (an Herbarexemplaren) die Blattdicke auf 0,27 mm angegeben. Bei den vier mir jetzt lebend zur Verfügung stehenden Exemplaren wurde diese nicht ganz erreicht. Es maßen nämlich:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| die grüne | von | Pallanza | 0,18 | mm im Durchschnitt, |
| „ „ (atav.) | „ | Heidelberg | 0,23 | „ „ „ [1]), |
| „ rote | „ | Orléans | 0,23 | „ „ „ |
| „ „ | „ | Pallanza | 0,26 | „ „ „ |

Ziehen wir nun die Folgerungen aus unseren Darlegungen über die Verteilung der vier untersuchten Nährstoffe im Winter, so haben wir zunächst zu betonen, was ja eigentlich von vornherein sehr wahrscheinlich war, daß im allgemeinen in beiden Rassen Übereinstimmung herrscht[2]). Und es ist wohl bis auf weiteres nicht anzunehmen, daß bezüglich der noch sonst vor-

[1]) Diese Blätter erfrieren nach unseren Erfahrungen bei ca. — 10° C.

[2]) Berthold hält es nicht für unmöglich (l. c. II. p. 171), daß das Gleichgewicht der Inhaltsstoffe sehr von Individuum zu Individuum variiere. Mag dies auch zuweilen zutreffen (so in dem angeführten Beispiele von *Acer* mit den auffallend tanninreichen und -armen Exemplaren), als allgemein giltige Regel wäre es erst noch zu erweisen. Daß die Blutvarietäten, weil sie (d. h. ihre Blätter) reich an Gerbstoff sind, dafür verhältnismäßig arm an Stärke sein könnten, ist in dieser Allgemeinheit, also den Stamm

handenen Stoffe es sich anders verhalten wird. Um so mehr müssen wir hervorheben, daß die roten Rassen durchweg ein wenig besser ernährt schienen. Dabei bliebe noch zu untersuchen, ob nicht die drei zuerst studierten Pflanzen an der nördlichen Grenze ihrer Verbreitung — in Heidelberg sind stets beide Rassen winterhart — noch stärkere Differenzen aufweisen.

Damit können wir an eine Erfahrung anknüpfen, die schon lange von gärtnerischer Seite bekannt war und die sich bei Müller-Thurgau[1]) publiziert findet. „Je besser die überwinternden Teile der Pflanze im Herbste mit Reservestoffen versehen sind, desto eher werden sie im allgemeinen dem Frost zu widerstehen vermögen." Mez[2]) will dies für seine neue Theorie über das Erfrieren und den Schutz dagegen durch möglichst frühzeitige Eisbildung verwerten. Es ist hier nicht der Ort, die Ausführungen dieses Autors eingehender zu besprechen; ich glaube nur, daß er die genannte Beobachtung wenigstens mit Unrecht als für sich günstig deutet. Ebenso widerspricht sie aber auch nicht seiner Theorie. Wenn Mez das weitere Vordringen der „Fettbäume" nach Norden hin im Gegensatz zu den „Zucker- oder Stärkebäumen" mit der Tatsache in Einklang bringt, daß erstere „thermisch-aktive", letztere „thermisch-passive" Substanzen angespeichert enthalten, so ist einmal wohl die ökologische Bedeutung des Freiwerdens der Krystallisationswärme beim Gefrieren in der ersten Gruppe überschätzt, da es sich um viel zu kleine Wärmemengen handelt, als daß sie praktisch in Betracht kommen könnten[3]).

Jedenfalls hat er übersehen, wenn er sagt; „In der Anhäufung größerer Mengen thermisch-aktiver Reservestoffe kann der Grund gesehen werden, weshalb gut genährte Bäume widerstandsfähiger sind gegen Frost als schlecht genährte" und dabei auf das eben angegebene Citat von Müller-Thurgau verweist, daß dieser durchaus nicht nur von thermisch-aktiven, sondern überhaupt von Reservestoffen spricht. Wie wir aber fanden, ist nun bei *Acer* und *Fagus* gerade mehr Stärke, also ein „thermisch-passiver" Stoff in der winterhärteren Rasse vorhanden; nur bei *Prunus cerasifera* ist es mehr Fett, also eine „thermisch-aktive" Substanz. Allerdings haben beide Rassen ja viel Zucker in der Rinde, aber darin verhielten sie sich annähernd gleich[4]).

mit einbegriffen, sicher nicht richtig. Doch war diese Fragestellung von Berthold durchaus nicht ohne Berechtigung. Wenn es sich wirklich einmal um wesentliche Nährstoffe handeln sollte, so könnte daran gedacht werden, es mit unserer Ansicht über deren Bedeutung für die Winterhärte in Einklang zu bringen.

[1]) Müller-Thurgau, l. c. p. 545—546.

[2]) Mez, l. c. p. 121—122.

[3]) Übrigens spricht Mez selbst schon solche Bedenken aus l. c. p. 122.

[4]) Dazu kommt noch, daß nach Alfr. Fischer (l. c. p. 98) im Sommer nicht weniger Glykose in der Rinde ist als im Winter; die zuvor vorhandene Stärke muß entweder aus der Rinde auswandern oder sich in einen anderen vorläufig mikrochemisch nicht nachweisbaren Körper verwandeln.

Ich meine nun, unsere Funde könnte man besser so deuten, daß man annimmt, in den roten Rassen sei das Plasma in den Zellen der überwinternden Organe besser genährt und damit — auf eine uns nicht näher bekannte Weise — widerstandsfähiger gegen die Kälte geworden. Die Ansammlung der Kohlehydrate im Marke wäre dann in erster Linie von Wichtigkeit für das Wachstum der Zweige im kommendem Frühjahr. Berthold[1]) ist jedenfalls im Recht, wenn er betont, daß die im Marke aufgespeicherten Reservestoffe dahin in gelöster Form durch die umgebenden Gewebe durchfiltrieren und erst dann ausgeschieden werden, wenn letztere völlig mit ihnen gesättigt sind. Aber daraus darf man nicht schließen, daß auch alle außerhalb des Markes gelegenen Zellen völlig mit allen in Betracht kommenden — also auch den für den Kälteschutz in erster Linie notwendigen — Stoffen gesättigt sind. Ich glaube vielmehr, aus einer stärkeren Ansammlung von Reservematerial im Mark lassen sich Rückschlüsse auf eine bessere Gesamternährung, somit auch was die schon in den Rindenzellen und dem Gefäßbündelteile verwandten Stoffe anlangt, machen. Wir operieren eben leider hier noch mit so viel Unbekannten, daß wir an die Einzelheiten uns noch gar nicht wagen dürfen. Nur in einem Falle, nämlich bei *Prunus cerasifera*, konnten wir direkt schon sehen, daß in der roten Rasse eine stärkere Einlagerung von Fettteilchen im Plasma der Rindenzellen ist als in der grünen. Ich hoffe, daß die hier vertretenen Gesichtspunkte sich als richtig erweisen werden, zumal sie an länger bekannte Funde anknüpfen[2]). Dann könnten wir vielleicht auch einmal einen Erklärungsweg für die Beobachtungen von Noll[3]) finden, der in anscheinend willkürlicher Verteilung frostharte Zweige und Knospen an Bäumen und Sträuchern sah, die im übrigen erfroren waren. Aber da wir auch dann den inneren Zusammenhang zwischen der gesteigerten Widerstandsfähigkeit und der größeren Nahrungszufuhr noch nicht einzusehen vermögen, bleiben bis auf weiteres die resignierten Worte Pfeffers[4]) zu Recht verstehen.

Zum Schluß hätten wir uns noch die Frage vorzulegen, wie die bessere Assimilation bei den roten Rassen, die wir aus der

---

[1]) Berthold, l. c. II. p. 171.

[2]) Daneben würde natürlich dem nichts im Wege stehen, daß auch noch andere ungünstige Außenbedingungen als ungenügende Ernährung geeignet sind, die Widerstandsfähigkeit gegen tiefe Temperaturen zu reduzieren (s. a. Pfeffer, l. c. II. p. 303); nur meine ich, daß sie von geringerer Bedeutung sind, vor allem aber auch häufig schon die Ernährung beeinflußt haben. Ebenso leuchtet mir die Erklärung von Mez (l. c. p. 114) sehr ein, daß zuweilen Individuen durch Herbeiführen von rascher Eisbildung in ihren Geweben denen gegenüber im Vorteil sind, bei welchen dies nicht der Fall ist, also insbesondere auch bei den in „stagnierender Luft“ gewachsenen.

[3]) Noll, Über frostharte Knospen-Variationen. (Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. 14. 1885. p. 707.)

[4]) Pfeffer, l. c. II. p. 317.

größeren Anhäufung des Reservematerials erschließen müssen, mit der Anthocyanbildung zusammenhängt. Tritt das rote Pigment dabei nur als unwesentliches Nebenprodukt auf, oder aber, wirkt es, einmal in der Zelle gebildet, selbst irgendwie günstig auf die die Ernährung bedingenden Faktoren ein? Auch diese Fragen sind schon verschiedenfach diskutiert; wir finden alles Erwähnenswerte wieder in dem schon oft angeführten italienischen Werke.

Wir sahen schon auf pag. 459, daß die Rotfärbung durch Licht oder tiefe Temperaturen begünstigt wird. Es ist ein Fortschritt gegen die älteren Auffassungen, daß wir jetzt wohl allgemein diese nicht für die unmittelbaren Ursachen halten[1]. Aus den Untersuchungen von Zopf[2]) geht hervor, daß Anthocyanbildung an gewisse in der Zelle zunächst entstandene Säuren, aus denen von Overton[3]), daß sie namentlich an das Auftreten von Zucker geknüpft ist. Beziehungen zum Tannin sind weiterhin schon seit sehr langer Zeit bekannt. Da aber alle diese Substanzen in der Zelle vorhanden sein können, ohne daß Pigmentbildung erfolgt, muß noch ein unbekannter Faktor postuliert werden, den Buscalioni u. Pollacci[4]) in „oxydierenden Fermenten" sehen. Im Gegensatz zu ihnen hält Zopf[5]) für seine untersuchten Objekte einen Oxydationsprozeß für ausgeschlossen. Wie dem auch sei, darin stimmen jetzt wohl alle überein, daß eine Rotfärbung mit den z. Zt. bekannten Stoffen noch nicht erklärt wird, denn diese treten in unseren grünen Varietäten z. T. ganz in derselben Weise auf wie in den roten, und man wird sie daher auch nicht als die die Assimilation begünstigende Ursache ansprechen. Es bleibt also, denn von dem „unbekannten Faktor" müssen wir doch noch vorläufig absehen, als das Wahrscheinlichste die Tatsache bestehen, daß das Anthocyan selbst das ökologisch Wichtige für die anders geartete Regulierung der Nährstoffe ist. Und wir werden da an die von Stahl[6]) eingehend begründete Hypothese denken, daß durch die experimentell nachgewiesene Umsetzung der Licht- in Wärmestrahlen wenigstens ein vorübergehender Nutzen erzielt und die gebildete Stärke schneller gelöst und weiter transportiert wird[7]). Dem gegenüber wollen die beiden italienischen Forscher gerade durch die Anthocyanbildung eine Herabsetzung in der Assimilation verursacht wissen. Auch die Vermutung Stahls, daß die Transpiration durch die vorübergehende Nutzbarmachung der Wärmestrahlen erhöht werde, konnte von Buscalioni u. Pollacci nicht bestätigt werden.

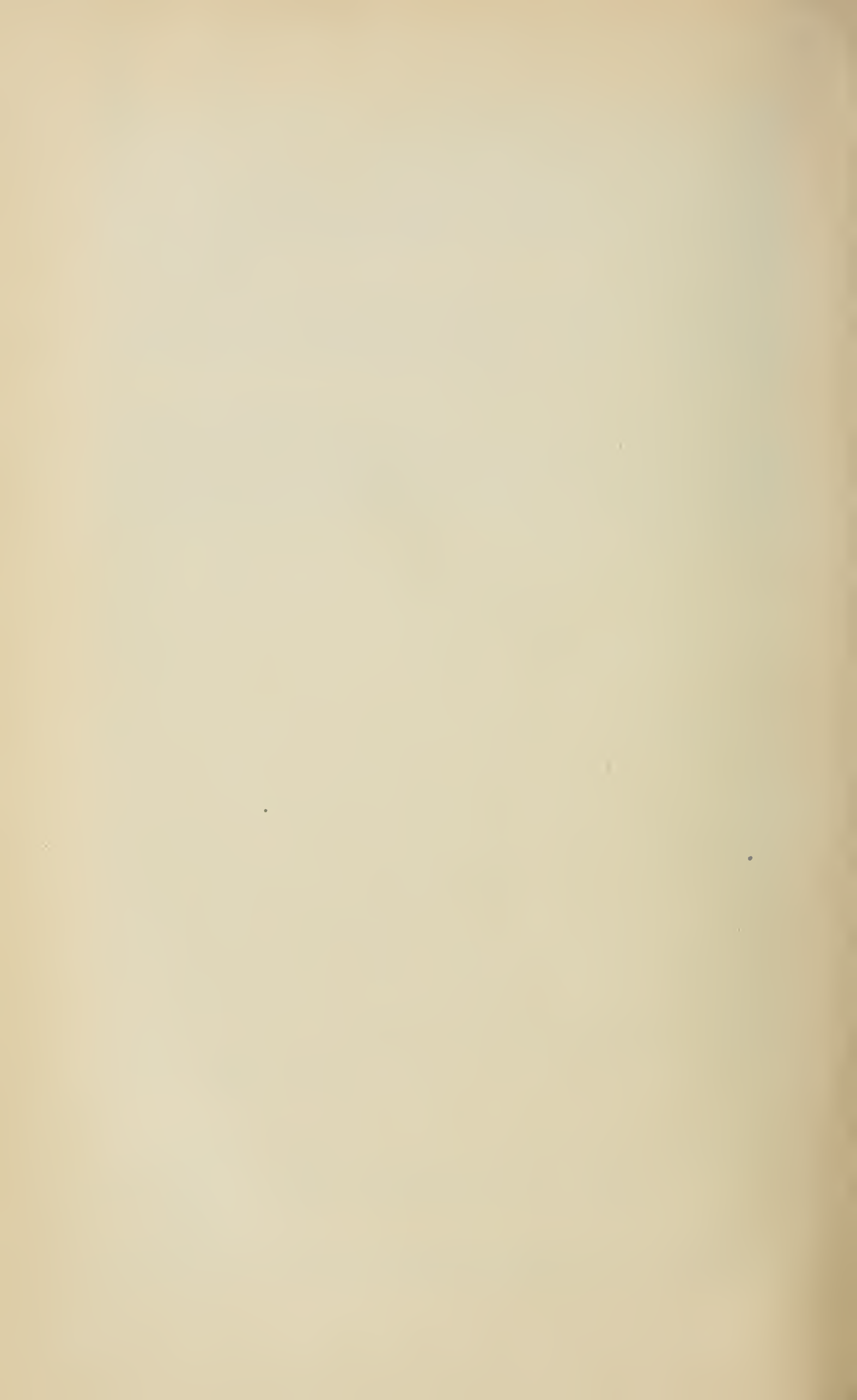
[1]) Küster, l. c. p. 39.
[2]) Zopf, l. c. p. 30.
[3]) Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. (Pringsh. Jahrb. Bd. 33. 1898.)
[4]) Busc. u. Poll., l. c. p. 275, 500.
[5]) Zopf, l. c. p. 30.
[6]) Stahl, l. c.
[7]) Über den eventuellen Schutz der Diastase hierbei s. Koning und Heinsius, ref. Bot. Centralbl. Bd. 98. 1905. p. 142.

Die Frage ist also durchaus noch nicht geklärt[1]). Hier aber würden die angekündigten Untersuchungen Bitters einzusetzen haben, der ja, wie wir sahen, gleich uns in dem Anthocyan einen wachstumsfördenden Faktor erblickt. Ich wollte mich hier darauf beschränken, nur die Ergebnisse der Assimilation bei den grünen und roten Rassen miteinander zu vergleichen, wie sie in der uns hier besonders interessierenden Jahreszeit, dem Winter, in der Verteilung der Reservestoffe im Stamme vorliegen.

Daß sich überhaupt hierbei gewisse Differenzen haben nachweisen lassen, scheint mir der erste Schritt zu sein, die unzweifelhafte Tatsache aufzuklären, daß manche rote Rassen winterhärter sind als die grünen.

[1]) S. auch Overton, l. c. p. 218. „Ob bei den rotblättrigen Varietäten verschiedener Pflanzenarten die Blattzellen mehr Zucker enthalten als diejenigen der grünen Stammformen der betreffenden Pflanzen, ist mir z. Zt. unbekannt und wäre der Untersuchung sehr wert.“ Zu erwähnen ist, daß bei einer roten Rasse von *Prenanthes purpurea* auffallend wenig Stärke in den Chlorophyllkörnern war.

Heidelberg, Botanisches Institut. Januar 1905.



Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S





